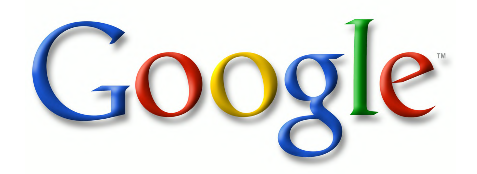




LEHRBUCH

DER

PHYSIOLOGIE

FÜR

AKADEMISCHE VORLESUNGEN

UND

ZUM SELBSTUDIUM.

BEGRÜNDET VON RUD. WAGNER, FORTGEFÜHRT VON OTTO FUNKE,

NEU HERAUSGEGEBEN VON

DR. A. GRUENHAGEN,

PROFESSOR DER MEDIZIN. PHYSIK AN DER UNIVERSITÄT ZU KÖNIGSBERG I. PR.

SIEBENTE, NEU BEARBEITETE AUFLAGE.

DRITTER BAND.

MIT VIERUNDSECHZIG IN DEN TEXT EINGEDRUCKTEN HOLZSCHNITTEN.

HAMBURG UND LEIPZIG,
VERLAG VON LEOPOLD VOSS.
1887.

DRUCK VON J. F. RICHTER IN HAMBURG

INHALTSVERZEICHNIS

DES DRITTEN BANDES.

ZWEITES BUCH.

PHYSIOLOGIE DER NERVENTHÄTIGKEIT.

ZWEITER ABSCHNITT.

SPEZIELLE NERVENPHYSIOLOGIE.

DRITTES KAPITEL.

DRITTES BUCH.

PHYSIOLOGIE DER BEWEGUNGEN.

VIERTES BUCH.

PHYSIOLOGIE DER ZEUGUNG.

ZWEITES KAPITEL.

VOM WEIBLICHEN GESCHLECHT.

DRITTES KAPITEL.

VOM MÄNNLICHEN GESCHLECHT.

VIERTES KAPITEL.

VON DER BEFRUCHTUNG.

FÜNFTES KAPITEL.

PHYSIOLOGIE DER EIENTWICKELUNG.

DRITTES KAPITEL.

LEISTUNGEN DER ZENTRALORGANE DES NERVENSYSTEMS.

ALLGEMEINES.

§ 135.

Das schwierigste Kapitel der Nervenphysiologie, ja der gesamten Physiologie, ist die Lehre von den Funktionen der Zentralorgane, des Gehirns und Rückenmarks sowie der Ganglien. Trotz zahlloser sorgfältiger Forschungen, einerseits anatomischer und mikroskopischer Untersuchungen anderseits physiologischer Experimentalarbeiten alter und neuester Zeit ist diese Lehre immer noch ein gebrechliches lückenhaftes Gebäude, zum Teil auf unsicherem Boden aufgeführt, welches jeder Tag zum Wanken bringen kann. Es gibt kaum ein zweites Kapitel, welches eine so reiche, selbst an glänzenden durchgreifenden Entdeckungen reiche Geschichte aufzuweisen hat, und doch müssen wir bekennen, daſs alle positiven Thatsachen, die wir besitzen, nur vereinzelte Bausteine sind, welche sich wohl durch Hypothesen zu einem gewissen Zusammenhange verbinden lassen, nicht aber zum festen harmonischen Bau. Eine nüchterne Betrachtung zeigt uns die Dürftigkeit und Unsicherheit der Grundlagen, den Mangel der wesentlichsten Verbindungsglieder und Schluſssteine und die zum Teil oberflächlichste Rohheit des einigermaſsen sicheren Materials. Solange es eine Physiologie gibt, hat man nach den Leistungen der Maschinen, mit welchen die Seele arbeitet, geforscht, aber bisher nur höchst wahrscheinlich machen, immer noch nicht mit absoluter Gewiſsheit feststellen können, daſs Gehirn und Rückenmark nichts als Komplexe untereinander zusammenhängender Fasern und Zellen sind, nur eine Ahnung der anatomischen Bahnen gewonnen, auf welchen die zentripetalen und die zentrifugalen Leitungsvorgänge der Nerven ablaufen, sowie der Herde, von welchen jene ausgehen, diese auf die Seele wirken oder die einen in die andern umgesetzt werden.

Der physiologische Begriff eines Nervenzentralorgans ist leicht aus den Begriffsbestimmungen, welche wir von der Leistungsfähigkeit und den wirklichen Leistungen der peripherischen Nerven gegeben haben, abzuleiten; überall muſsten wir den Zentralteilen eine wesentliche Hauptrolle bei diesen Leistungen zuerkennen. Wir verstehen unter Zentralorganen diejenigen Nervenapparate, in welchen

einesteils die motorischen, sekretorischen und bewegunghemmenden Nervenfasern in Erregungszustand versetzt werden, sei es durch den Willen, sei es unwillkürlich, automatisch, oder auf dem Wege der Übertragung von andern erregten Nervenfasern aus, in welchen anderseits die ankommenden Thätigkeitszustände der sensibeln Nervenfasern Vorgänge erzeugen, aus welchen für die Seele die mannigfachen Qualitäten der Empfindung entstehen, drittens endlich die physischen Apparate, durch welche die höheren Seelenaktionen vermittelt werden. Fragen wir, ob sich ein anatomisches Substrat näher bezeichnen läfst, dessen Gegenwart die eben charakterisierten Funktionen eines Zentralorgans bedingen könnte, so finden wir in dieser Beziehung nichts vor als die zentralen Nervenzellen. Dafs letztere thatsächlich aber die physiologischen Eigentümlichkeiten des Gehirns und Rückenmarks bedingen, wird experimentell wenigstens annehmbar gemacht durch die Erfahrung, dafs die weifse nur äufserst wenig Nervenzellen bergende Substanz der Zentralorgane vor einem peripherischen Nervenstamm nichts voraus hat, wie dieser nur als Leitungsweg fungiert. Die besonderen Fähigkeiten, welche man hier und da den Fasern der weifsen Substanz im Gegensatz zu denen der Nervenstämme vindiziert hat, lassen sich als Irrtümer erweisen.

Wir beginnen im folgenden mit der Physiologie des Rückenmarks, der relativ einfacheren Verhältnisse desselben wegen, und betreten bei unsrer Darstellung dieselben Wege, auf welchen die Forschung in die Rätsel dieses Organs einzudringen versucht hat; es sind dies der Weg der anatomischen und insbesondere mikroskopischen Untersuchung, der Weg des physiologischen Experiments, und drittens die mit beiden Forschungsmethoden Hand in Hand gehende Benutzung pathologischer und pathologisch-anatomischer Beobachtungen.

PHYSIOLOGIE DES RÜCKENMARKS.

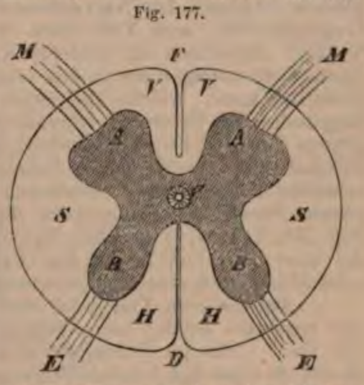
§ 136.

Struktur des Rückenmarks.[1] Das Rückenmark stellt bekanntlich einen an das Gehirn durch die *medulla oblongata* sich anschliefsenden Strang dar, welcher durch die vordere und hintere Längsspalte unvollständig in zwei symmetrische Seitenhälften geteilt wird; aus jeder dieser Hälften treten in zwei hintereinander liegenden Reihen Bündel von Nervenfasern aus, die vorderen und hinteren Nervenwurzeln.

[1] Aus der älteren Litteratur über die Struktur des Rückenmarks heben wir folgende wichtige Arbeiten heraus: VALENTIN, *Über Verl. u. Endig. d. Nerven. Nova acta Leopold.* Vol. XVIII. — REMAK, *Observ. anatom. et microscop. de system. nerv. struct.* Berol. 1838. — VOLKMANN, *Über d. Faserung d. Rückenm. v. rana escul. Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1838. p. 274. — STILLING u. WALLACH, *Unters. üb. d. Text. d. Rückenm.* Leipzig 1842. — STILLING, *Über d. Text. u. Funct. d. Medull. oblong.* Erlangen 1843. — BUDGE, *Über d. Verl. d. Nervenfasern im Rückenm. d. Frosches. Arch. f. Anat u. Physiol.* 1844. p. 164. — BLATTMANN, *Mikrosk.-anatom. Darstellung d. Centra d. Nervensystems d. Batrachier.* Zürich 1850. — EIGENBRODT, *Über d. Leitungsgesetze im Rückenmark.* Giefsen

Auf Querschnitten des Rückenmarks sieht man, wie die beistehende schematische Abbildung darstellt, dafs dasselbe aus zwei schon dem Anschein nach verschiedenen Substanzen besteht, einer peripherischen weifsen und einer zentralen grauen Substanz. Die graue Substanz hat im menschlichen Rückenmark auf Querschnitten ungefähr die Gestalt eines liegenden Kreuzes oder eines H; man unterscheidet an ihr einen mittleren Teil und zwei Paare von Hörnern, die vorderen Hörner *AA* und die hinteren Hörner *BB*. In ihrer Mitte, in der Achse des Rückenmarks, zeigt sich der Durchschnitt des Zentralkanals *C*, eines das ganze Mark durchlaufenden, innerlich mit einem regelmäfsigen Cylinderepithel austapezierten Kanals, des letzten Restes der zur Röhre geschlossenen Rückenfurche des Embryo. Die weifse Substanz wird durch die beiden Spalten *FD* in zwei nur am Grunde der vorderen Spalte zusammenhängende Seitenhälften getrennt; in jeder dieser Seitenhälften unterscheidet man drei Stränge, welche durch die Spalten und die durch die weifse Substanz hindurchtretenden Nervenwurzeln in der Weise abgegrenzt werden, dafs die Vorderstränge *VV* zu beiden Seiten der vorderen Längsspalte bis zur Austrittsstelle der vorderen Wurzeln (*MM*) reichen, die Seitenstränge *SS* zwischen beiden Wurzeln eingeschlossen liegen, die Hinterstränge *HH* von den hinteren Wurzeln *EE* bis zur hinteren Spalte *D* sich ausdehnen.

Fig. 177.



Letztere zerfallen ferner beiderseits, in der *medulla oblongata* schon dem blofsen Auge, in Cervikal- und Dorsalmark nur mikroskopisch erkennbar, in je zwei gesonderte Bündel, von welchen das zumeist nach hinten der *fissura longitudinalis posterior* zunächst gelegene den Namen des *funiculus gracilis* oder des GOLLschen Stranges erhalten hat, der Rest des Hinterstranges als Keilstrang, *funiculus cuneatus* bezeichnet wird. Es sind diese Stränge jedoch keineswegs streng voneinander geschieden, sondern hängen auf das innigste zusammen; jede Seitenhälfte des Rückenmarks ist strenggenommen eine einzige Masse von Längsfasern, welche nur stellenweise von den durchsetzenden Querfasern der Nervenwurzeln auseinandergedrängt sind. Die Gestalt des aus grauer Masse bestehenden Zentralteils des Marks zeigt bei den verschiedenen Wirbeltierklassen erhebliche Verschiedenheiten; überall umgibt dieselbe in gröfserer oder geringerer Ausbreitung den nirgends fehlenden Zentralkanal.

1849. — CLARKE, *Philosoph. transact.* 1851. Part. II. p. 609. — KOELLIKER, *Mikrosk. Anat.* Bd. II. 1. Abth. p. 410. *Gewebelehre.* 1.—5. Aufl. — R. WAGNER, *Neurolog. Unters.* Göttingen 1854 (zusammengestellt aus den *Nachrichten d. Göttinger Ges. d. Wiss.* 1847—1854). — SCHILLING, *D. medullae spinal. textura* etc. Diss. inaug. Dorpati 1852. — OWSJANNIKOW, *Disquis. microscop. de med. spinal. textura inprim. in piscibus factit.* Diss. inaug. Dorpati 1854. — C. KUPFFER, *De med. spinal. textura in ranis* etc. Diss. inaug. Dorpati 1854. — SCHROEDER VAN DER KOLK, *Anat. physiol. onderzoek. over het fijnere zamenstel en de werking van het ruggemerg, Verhandel. d. Könikl. Akad. van wetensch.* Amsterdam 1855. Bd. II. — STILLING, *Neue Unters. üb. d. Bau d. Rückenm.* Frankfurt 1856. — BIDDER u. KUPFFER, *Unters. üb. d. Textur d. Rückenm.* Leipzig 1857. — JACUBOWITSCH, *Mitth. üb. d. fein. Bau v. Gehirn u. Mark.* Breslau 1857. — v. LENHOSSEK, *Neue Unters. üb. d. fein. Bau d. centr. Nervensyst.* Wien 1855 u. 1858. — KOELLIKER, *Vorl. Mitth. üb. d. Bau d. Rückenm. bei niederen Wirbelthieren. Ztschr. f. wiss. Zool.* 1858. Bd. IX. p. 1. — MAUTHNER, *Unters. üb. d. Bau d. Rückenm. d. Fische. Wiener Stzber.* Math.-natw. Cl. 1859. Bd. XXXIV. p. 31. — GOLL, *Beitr. z. fein. Anat. d. menschl. Rückenm.* Zürich 1860. — REISSNER, *Zur Kenntn. d. Rückenm. v. Petromyz. Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1869. p. 545. — DEAN, *Microsc. anatom. of the lumb. enlargment of the spin. cord.* Cambridge 1861. — STIEDA, *Über d. Rückenm. u. einige Theile d. Gehirns v. esox lucius,* Diss. Dorpat 1861. — TRAUGOTT, *Beitr. z. fein. Anat. d. Rückenm. v. rana temp.* Diss. Dorpat 1861. — MAUTHNER, *Über d. sogen. Bindegewebskörp. d. centr. Nervensyst., Wiener Stzber.* Math.-natw. Cl. 1861. Bd. XLIII. p. 45. — GRIMM, *Über d. Rückenm. v. vipera berus, Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1864. p. 502. — DEITERS, *Unters. üb. Gehirn u. Rückenm.* Leipzig 1865. — STIEDA, *Stud. üb. d. centr. Nervensyst. d. Vögel u. Säugethiere.* Leipzig 1868. Separatabdruck aus d. Ztschr. f. wiss. Zool. 1869. Bd. XIX. p. 1.

Die **histologischen Elemente** des Rückenmarks sind einesteils wesentliche, **Nervenröhren** und **Nervenzellen**, anderenteils unwesentliche, eine **besondere Art von Stütz- oder Bindemasse, Bindegewebe, Lymph- und Blutgefäſse**; weiſse und graue Substanz unterscheiden sich beträchtlich in betreff des Vorkommens, der Beschaffenheit und Verteilung dieser Gewebselemente.

Die **weiſse Substanz** besteht fast ausschlieſslich aus **Nervenfasern**, welche in eine Bindemasse von eigentümlicher Beschaffenheit eingebettet und durch dieselbe voneinander isoliert verlaufen; sie enthält nur hier und da zerstreute Nervenzellen und nur wenig durchtretende, von Bindegewebszügen begleitete Gefäſse. Die Nervenfasern der weiſsen Substanz haben zum Teil einen longitudinalen, zum Teil einen zur Achse des Marks schrägen oder queren Verlauf; diejenigen der letzteren Kategorie sind indessen entweder die unmittelbaren Fortsetzungen der in den vorderen und hinteren Nervenwurzeln enthaltenen Primitivröhren, welche auf ihrem Wege zur grauen Substanz die Bahn der longitudinalen Faserzüge durchkreuzen, oder gar nur die Anfänge der aus der grauen Substanz hervortretenden Longitudinalfasern selbst. Was die histologische Beschaffenheit der die weiſse Substanz bildenden Nervenröhren angeht, so unterscheiden sich dieselben anatomisch von den markhaltigen Nervenröhren der peripheren Nervenstämme lediglich durch den Mangel der SCHWANNschen Scheide (vgl. Bd. I. p. 514) und der RANVIERschen Schnürringe, Differenzen, denen bei der unveränderlich bleibenden Natur der Achsencylinder physiologisch keine wesentliche Bedeutung beigemessen werden kann.

Auf die zum Teil noch strittige Frage nach der histologischen Struktur der zentralen Bindemasse, VIRCHOWS **Neuroglia**, einzugehen, ist hier nicht der Ort.[1] Sie ist jedenfalls weder nach ihrer entwickelungsgeschichtlichen Herkunft noch hinsichtlich ihrer chemischen Beschaffenheit dem gewöhnlichen fibrillären leimgebenden Bindegewebe gleichzusetzen. Die Unverdaulichkeit ihrer Grundsubstanz in Lösungen des Pankreasferments (Trypsin) haben KÜHNE und EWALD[2] bestimmt dieselbe den Hornsubstanzen einzureihen, und dieser Auffassung gemäſs hat sich gegenwärtig als Bezeichnung für die Grundmasse des nichtnervösen Stützgerüstes der grauen Substanz der Name des **Neurokeratins** eingebürgert. Über die histologische Stellung, welche den zahlreichen den Bälkchen der Grundsubstanz aufsitzenden kleinen mit spärlichem Protoplasma versehenen Kernen, den **Gliazellen** oder **Körnern** der Autoren, zukommt, läſst sich zur Zeit keine bestimmte Aussage machen.

Das Verdienst, die wesentliche Beteiligung eines indifferenten nichtnervösen Stützgewebes an dem Aufbau auch der grauen Substanz festgestellt zu haben, gebührt BIDDER und seinen Schülern, wenn auch die Angaben in betreff der Ausbreitung dieser Bindesubstanz und der Reduktion der Nervenelemente, wie sie in der Arbeit von KUPFFER über das Froschmark niedergelegt sind, in mancher Hinsicht als übertrieben angesehen werden müssen. Wir wissen jetzt, daſs die verkittende Grundmasse, die **Neuroglia**, in der grauen Substanz des Rückenmarks nicht überall gleichmäſsig verteilt ist, sondern an gewissen Stellen derselben erheblichere Anhäufungen erfährt, welche ihrerseits wiederum durch ein Maschennetz von entsprechender histologischer Beschaffenheit ununterbrochen zusammenhängen. Die eine dieser Zentralsammelstätten der Neuroglia wird durch die graue Substanz, welche den Zentralkanal mit seiner Ependymbekleidung umgibt, repräsentiert, und führt den Namen des **zentralen grauen Kerns** oder des **zentralen Ependymfadens**; die zweite überzieht

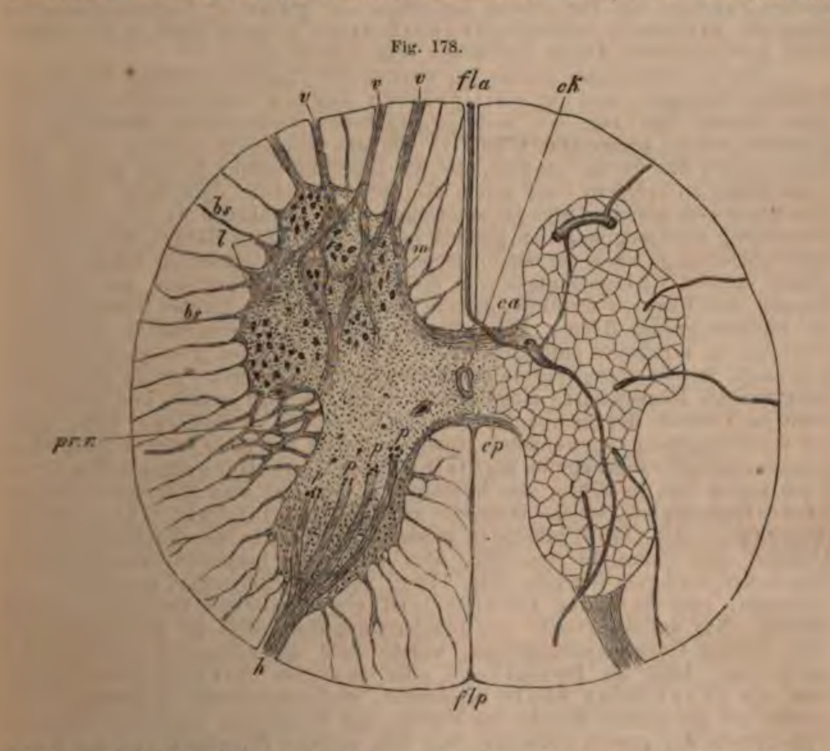
---

[1] Vgl. hierüber M. SCHULTZE, *Observ. de retin. struct. penit.* Bonn 1859. — JASTROWITZ, *Arch. f. Psychiatr.* 1871. Bd. III. p. 162. — F. BOLL, ebenda. Bd. IV., u. separat. Berlin 1873. — L. RANVIER, *Compt. rend.* 1873. T. LXXVII. p. 681 u. 750. — W. KRAUSE, *Handb. d. menschl. Anat.* 3. Aufl. 1876. Bd. I. p. 397. — HENLE. *Handb. d. system. Anat.* Braunschweig 1871. Bd. III. Abth. 2. p. 17 u. fg. — P. FLECHSIG, *Die Leitungsbahnen im Gehirn u. Rückenmark d. Menschen.* Leipzig 1876. p. 176. — SCHWALBE, *Lehrb. d. Neurologie.* Erlangen 1880. p. 341 u. fg. — GIERKE, *Arch. f. mikrosk. Anat.* 1886. Bd. XXV. p. 441 u. 1886 Bd. XXVI. p. 1.

[2] KÜHNE u. EWALD, *Verhandl. d. naturhistor. medicin. Vereins in Heidelberg.* N. F. 1877. Bd. I. Heft 5. p. 457.

die Spitzen und Ränder der hinteren grauen Hörner und wird als ***substantia gelatinosa Rolandi*** bezeichnet. Das von beiden Neurogliaherden ausstrahlende, die graue Marksubstanz überall durchziehende Maschennetz (*substantia spongiosa*) ist von höchst zarter Beschaffenheit und umspinnt einesteils mit feinen Bälkchen die nervösen Elemente der grauen Substanz, d. h. also die Nervenzellen derselben samt ihren Ausläufern und die zum Teil noch markhaltigen Nervenfibrillen, steht anderseits aber auch mit den Bindegewebszügen der weifsen Substanz, welche radienartig (Fig. 178 *bs*) von dem ganzen äufseren Umfang der grauen Substanz entspringen, in Zusammenhang und ist der Träger zahlreicher sämtlich der *pia mater* entstammender Blutgefäfse. Ein Teil der

Fig. 178.



letzteren dringt auf der Bahn des membranösen Fortsatzes, welchen die *pia mater* in die vordere Rückenmarksspalte bis zum Grunde derselben entsendet, und seiner Ausstrahlungen in das Mark ein, andre gelangen zum Markinnern durch die hintere Spalte, noch andre treten seitlich von letzterer, nach KOELLIKER häufig an der Insertionsstelle des *ligamentum denticulatum*, in dasselbe ein. Verlauf und Verbleib der Blutgefäfse, sowie auch der auffällige Gegensatz zwischen dem engmaschigen Kapillarnetz (s. rechte Hälfte der Fig. 178) der grauen und dem weitmaschigen der weifsen Substanz werden am besten an Querschnitten von Rückenmarken erkannt, welche zuvor von den zutretenden Arterienstämmen aus mit gefärbten Massen injiziert worden sind.[1] Grofses Interesse besitzt die unschwer zu bestätigende Beobachtung von HIS[2], dafs alle

[1] Eine detaillierte Beschreibung der Blutgefäfse des menschlichen Rückenmarks gibt ADAMKIEWICZ, *Wiener Stzber.* Math.-natw. Cl. III. Abth. 1881. Bd. LXXXIV. p. 469.

[2] HIS, *Ztschr. f. wiss. Zool.* 1865. Bd. XV. p. 127.

Blutgefäfse der weifsen und grauen Substanz an feinen Bindegewebsfäden in der Achse weiterer Kanäle aufgehängt sind, deren Kommunikation mit echten Lymphgefäfsen aufser allem Zweifel steht, und welche demnach selbst zum Lymphsystem gehörig als perivaskuläre Lymphgefäfse angesprochen werden müssen. In der Mitte der konkaven Bucht, welche von der grauen Substanz beiderseits gegen die Seitenstränge hin gebildet und von letzteren ausgefüllt wird, ziemlich genau auf der ideellen Grenze zwischen vorderen und hinteren Hörnern, verflechten sich die Bindesubstanzstrahlen der weifsen Substanz untereinander und stellen dadurch einen kleinen Bezirk von charakteristischem Gepräge her. Auf Grund der Vorstellung, dafs die Bindemasse der weifsen Substanz eine Fortsetzung derjenigen der grauen ist, hat man denselben daher als ***processus reticularis substantiae griseae*** auch in der Benennung hervorzuheben Anlafs genommen (Fig. 178 *pr. r.*).

Die Formelemente, welche am meisten zur Charakterisierung der grauen Substanz beitragen, sind die multipolaren Nerven- oder Ganglienzellen, deren Gestalt und zum Teil noch hypothetische wechselseitige Beziehung zueinander bereits früher (Bd. I. p. 517) von uns geschildert worden sind. Hier kann es sich nur darum handeln, die Art ihrer Verteilung in der grauen Substanz näher zu erörtern, vor allem also hervorzuheben, dafs diese Verteilung eine keineswegs gleichmäfsige ist, sondern zu einer annähernd gruppenweisen Anordnung der Ganglienzellen geführt hat (Fig. 178 linke Hälfte), welche ihrerseits wiederum je nach der anatomischen Lage des untersuchten Rückenmarksstücks variiert. Ausgenommen von dieser Verteilungsregel sind nur die von Bidder und Kupffer einstmals ganz in Abrede gestellten kleinen Ganglienzellen der hinteren grauen Hörner, welche letzteren allerdings deren immer nur wenige hier und da zerstreute enthalten. Was nun die Gruppen von Ganglienzellen anbelangt, welche nesterweise in den vorderen und mittleren Partien der grauen Substanz des Rückenmarks eingesprengt liegen, so wird erstens und zwar konstant im Verlaufe der ganzen Medulla die Spitze der Vorderhörner nahe ihrem der vorderen Fissur zugewendeten, medialen Rande von einer solchen Zellgruppe eingenommen, der sogenannten medialen Ganglienzellengruppe (Fig. 178 *m*). Nach aufsen von derselben, also lateralwärts, begegnet man ebenfalls sehr konstant Ganglienzellen, welche ihrerseits zweitens eine laterale Ganglienzellengruppe (Fig. 178 *l*) bilden, in gewissen Abschnitten des Rückenmarks, im Lumbar- und Sakralteil desselben, aber durch die horizontal eindringenden Fasern der vorderen Wurzeln (Fig. 178 *v*) noch in zwei scharf gesonderte Abteilungen, eine laterale vordere und eine laterale äufsere, zerlegt werden. Nur auf das Dorsal- und Lumbarmark beschränkt ist das Vorkommen einer dritten Ganglienzellengruppe, welche bald als *columna vesicularis posterior*, bald als Dorsalkern oder auch als Stillingscher Kern oder als Clarkesche Säule bezeichnet, und symmetrisch in beiden Markhälften auf der idealen Grenze von Vorder- und Hinterhorn nahe dem konkaven Aufsenrande der grauen Substanz, von den weifsen Hintersträngen nur durch eine schmale Schicht horizontal verlaufender Nervenfibrillen getrennt, angetroffen wird. Endlich verfügt auch das Cervikal- und Sakralmark jedes für sich über eine besondere Ganglienzellengruppe, den Cervikal- und den Sakralkern, von denen jener auf der Strecke zwischen erstem und dritten Halsnerven und zwar weiter nach hinten als der Dorsalkern des Dorsalmarks in der grauen Substanz erscheint, dieser dicht hinter den äufsersten lateralen Zellen der Vorderhörner in der Gegend des dritten Sakralnerven auftritt.

Die Zahl der Ganglienzellen, welche auf verschiedenen Querschnitten des Marks die seitliche Gruppe zusammensetzen, variiert sehr erheblich. Wir haben uns also zu denken, dafs diese die gesamte Medulla der Länge nach durchziehende Zellsäule in fortwährendem Wechsel an- und abschwillt[1], ein Schlufs, dessen Richtigkeit übrigens aus der Betrachtung geeigneter Längsschnitte un-

[1] P. Schiefferdecker. *Arch. f. mikrosk. Anat.* 1874. Bd. X. p. 471. — Vgl. ferner Birge, *Arch. f. Physiol.* 1882. p. 435.

mittelbar hervorgeht. Im Cervikal- und oberen Dorsalmark, wo die laterale Ganglienzellengruppe einen besonders erheblichen Umfang erreicht, verursacht dieselbe sogar eine Deformität des Vorderhorns, indem sie beiderseits in die Seitenstränge hineindringt und eine auf dem Querschnitt dreieckige Hervorragung am hinteren lateralen Teile des Vorderhorns bildet, die sogenannte Seitensäule oder den *tractus intermediolateralis*, die Ursprungsstätte des *nervus accessorius*. Anderwärts sieht man, wenn überhaupt, immer nur vereinzelte Ganglienzellen aus der grauen Substanz in die weifse vorgedrungen, so in den weifsen Seitensträngen als abgesprengte Glieder der lateralen Zellgruppe, in den weifsen Vordersträngen und zwischen den horizontal verlaufenden Faserbündeln der vorderen Wurzeln als verirrte Glieder der medialen, endlich als Fortsetzung eines in der *medulla oblongata* an gleicher Stelle zu voller Entwickelung gelangenden Ganglienzellenhaufens in den hintersten Partien der Hinterstränge, den Gollschen Strängen. Ob allen diesen durch ihre anatomische Lage unterschiedenen Ganglienzellen auch qualitativ verschiedene Funktionen zukommen, läfst sich von morphologischem Standpunkte aus nicht bestimmen. Der Versuch von Jacubowitsch, nach Form, Gröfse, Aussehen und Zahl der Ausläufer scharf gesonderte Klassen von Ganglienzellen mit motorischer, sensibler und sympathischer Funktion auszumitteln, ebenso wie diejenigen von Mauthner, eine vermeintlich, aber keineswegs thatsächlich vorhandene Differenz des Imbibitionsvermögens verschiedener Ganglienzellen gegen Karminlösung in ähnlichem Sinne zu verwerten, dürfen bei dem heutigen Standpunkte unsrer histologischen Kenntnisse als durchaus verfehlt bezeichnet werden. Das gleiche gilt von den Angaben Bidders, Owsjannikows und Kupffers, welche zunächst freilich nur für Fische und Amphibien festgestellt haben wollten, dafs die im Rückenmark derselben enthaltenen Ganglienzellen nur über eine ganz bestimmte Zahl von vier Fortsätzen verfügten, von welchen der eine nach oben, der zweite nach hinten und aufsen, der dritte nach vorn und aufsen, der vierte nach innen verliefe, jeder dieser Fortsätze aber einfach bliebe und sich nicht verästelte.

Der letzte hier zu erwähnende Bestandteil der grauen Substanz sind die in reichlicher Zahl vorhandenen Nervenfasern. Dieselben sind zumeist von ungemein dünnem Kaliber dennoch aber, wie Henle zuzugeben ist, sämtlich mit Myelinscheiden versehen.[1] Ob indessen die chemische Beschaffenheit ihres Myelins genau derjenigen gleicht, welche dem Myelin der weifsen Substanz zukommt, ist fraglich, da das Mengenverhältnis zwischen Cerebrin und Lecithin, welche beiden Körper innerhalb des Nervensystems ihrem Vorkommen nach höchst wahrscheinlich auf das Nervenmark beschränkt sind, in der grauen Substanz ein ganz andres ist, als in der weifsen (s. Bd. I. p. 529). Der Verlauf der Nervenfasern in der grauen Substanz ist sehr verwickelter Natur. In der *substantia gelatinosa centralis*, wo sie übrigens nur sehr spärlich angetroffen werden, haben sie überwiegend eine longitudinale, dem Zentralkanal parallele Richtung, in der *commissura anterior* und *posterior grisea* sind sie dagegen fast alle transversal zwischen beiden Hälften der Medulla ausgespannt; die vorderen und hinteren Hörner endlich werden von einem Gewirr von Nervenfasern durchsetzt, welche teils der Längsachse des Marks parallel teils in allen möglichen Richtungen quer zu derselben dahinziehen.

Hiermit endigen wir unsern Bericht über die Gewebselemente, welche an dem Aufbau der *medulla spinalis* beteiligt sind, und wenden uns der schwierigen, aber physiologisch wichtigsten Frage zu, welche anatomische Beziehungen die Nervenzellen und Nervenfasern des Rückenmarks untereinander und zu den vorderen und hinteren Wurzeln haben. Was wir in dieser Hinsicht von positiven Kenntnissen besitzen, verdanken wir fast ausschliefslich einem zuerst von Stilling methodisch geübten Verfahren, der Untersuchung feiner, durchsichtiger Segmente des erhärteten Rückenmarks unter dem Mikroskop. Es gilt die verschiedenen Ansichten, welche die Beobachtung

[1] Henle, a. a. O. — Vgl. ferner Weigert, *Ctrbl. f. d. med. Wiss.* 1882. p. 753, 772, 819.

einer Anzahl in verschiedenen Höhen geführter querer und senkrechter Schnitte, welche letzteren verschiedene Winkel mit den Ebenen bilden, die das Mark in eine vordere und hintere oder zwei symmetrische Seitenhälften teilen, gewährt, zu Gesamtbildern zu kombinieren. Die Schwierigkeiten dieser Methode sind grofs und wurden selbst dann nicht gänzlich aufgehoben, als die Erhärtung der zu untersuchenden Markstücke durch die Einführung ihrem Prozentgehalt nach genau bestimmter Lösungen von Chromsäure und chromsauren Salzen eine wesentliche Verbesserung erfuhr, und als die Aufhellung der in Alkohol entwässerten Schnitte durch Terpentin (CLARKE) oder durch Nelkenöl (STIEDA), ferner die Färbung derselben durch Goldsalze, Karmin, Säurefuchsin und andre Tinktionsmittel ein genaueres Verständnis der mikroskopischen Bilder als vordem ermöglichte. Erst durch FLECHSIG[1] und im Anschlufs an TUERCK durch P. SCHIEFFERDECKER[2] sind neue Wege systematisch ausgebaut worden, von denen zu erwarten steht, dafs sie dem STILLINGschen Verfahren wenigstens hinsichtlich der weifsen Substanz eindeutige Ergebnisse abnötigen müssen. Der erstere untersuchte das Rückenmark auf verschiedenen Entwickelungsstufen und fand, dafs erstens die Bildung der Markscheiden in der ganzen weifsen Substanz derjenigen der Achsencylinder nachfolgt, zweitens keineswegs alle Fasermassen des zentralen Markweifses gleichzeitig, sondern stets in gesetzmäfsiger Gruppierung hintereinander ergreift, Prinzip der systematischen Gliederung der zentralen Fasermassen auf Grund der Markscheidenbildung. Auf Grund dieser Erfahrung mufs sich aber Verlauf und Verbleib der betreffenden gleichsam durch die Natur gezeichneten Nervenfaserzüge relativ leicht feststellen lassen. SCHIEFFERDECKER dagegen erinnerte sich, dafs TUERCK die Lage bestimmter zusammengehöriger Fasergruppen in *medulla oblongata* und *spinalis* verfolgen konnte, wenn dieselben, von ihren ernährenden Zentren durch pathologische Vorgänge getrennt, der fettigen Entartung anheimgefallen waren, also ebenfalls von den normal gebliebenen deutlich unterschieden werden konnten, und unterwarf demgemäfs bei Hunden, deren Rückenmark an einer bestimmten Stelle viele Tage oder Monate vor der Tötung durchschnitten worden war, dasselbe einer methodischen Prüfung nach dem STILLINGschen Prinzipe. Die auf beiden Wegen erhaltenen Resultate, welche alsbald in Kürze mitgeteilt werden sollen, ergänzen und unterstützen einander in erwünschter Weise.

Die zahlreichen Arbeiten, welche die Beziehungen der nervösen Markelemente untereinander zum Gegenstande haben, kritisch zu analysieren oder auch nur in historischer Reihenfolge nacheinander zu berücksichtigen, würde die Grenzen dieses Lehrbuchs weit überschreiten. Es genügt für den Zweck desselben hier nur die wirklich gesehenen, d. i. die nach anatomischen Methoden dargestellten Verhältnisse, soviel es deren gibt, aufzuführen. Was physiologischerseits in der gleichen Richtung nach physiologischen Methoden erschlossen worden ist, wird dagegen nicht in diesem lediglich den histologischen Errungenschaften gewidmeten Paragraphen, sondern späterhin an passendem Orte Erwähnung finden.

Wir beginnen unsre Darlegung mit dem klarsten und sichersten Ergebnis, welches die Histologie des Rückenmarks zu verzeichnen hat, der von SCHILLING zuerst konstatierten Thatsache, dafs die Fasern der vorderen Wurzeln des Rückenmarks mit den Ganglienzellen der grauen Vorderhörner in direkte Verbindung treten. Von vielen Forschern nachträglich bestätigt dürfen wir den von SCHILLING gesehenen Übergang jetzt sogar dahin genauer präzisieren, dafs es die unverzweigten (s. Bd. I. p. 518) Achsencylinderfortsätze jener Zellen sind, in welcher wir die Fortsetzung der vorderen Wurzelfasern zu erblicken haben.

---

[1] P. FLECHSIG, *Die Leitungsbahnen im Gehirn u. Rückenmark d. Menschen*. Leipzig 1876. — Über die Prioritätsansprüche CHARCOTs u. PIERRETs (CHARCOT, *Leçons sur les maladies du système nerveux*. 1874. 2e Série. Part. III. Amyotrophies; PIERRET, *Arch. de physiol.* 1873. Bd. V. p. 534, u. *Progrès méd. de Paris*. 28. Nov. 1875) vgl. bei FLECHSIG, p. IX u. XI des Vorworts u. p. 226 des Texts.

[2] TUERCK, *Wiener Stzber.* Math.-natw. Cl. 1851. Bd. VI. p. 288, u. 1853. Bd. XI. p. 93. — P. SCHIEFFERDECKER, *Arch. f. pathol. Anat.* 1876. Bd. LXVII. p. 542.

Die Frage, ob alle vorderen Wurzelfasern in gleicher Beziehung zu den Ganglienzellen der Vorderhörner stehen, ist aus einem später anzuführenden Grunde zu bejahen. Da ferner Zählungen der in sämtlichen vorderen Wurzeln enthaltenen Fasern, wie sie an feinen Querschnitten der ersteren unter dem Mikroskope vorgenommen werden können, und der motorischen Zellen des gesamten vorderen Rückenmarkgraus, wie sie an Schnittserien der ganzen *medulla spinalis* ausführbar sind, mindestens für ein Tier, den Frosch, eine nahezu vollkommene Übereinstimmung der numerischen Verhältnisse beider Elemente ergeben haben (Ganglienzellen der rechten vorderen Rückenmarkshälfte 5777, der linken 5740, halbe Zahl sämtlicher vorderen Wurzelfasern 5734)[1], so ist aber auch noch der umgekehrte Schlufs gestattet, dafs die Achsencylinderfortsätze aller Ganglienzellen der Vorderhörner auf der Bahn der vorderen Wurzeln das Rückenmark verlassen. Hiernach ist also nicht nur jede Möglichkeit abgeschnitten, die weifse Substanz des Rückenmarks als eine einfache Zusammenfassung aller in vorderen und hinteren Wurzeln enthaltenen Nervenröhren anzusehen, sondern sogar die vollständige Gewifsheit erlangt, dafs das Mark die vorläufige Endigungs- beziehungsweise Ursprungsstätte mindestens sämtlicher vorderen Wurzelfasern darstellt. Obgleich dieser wichtige Satz durch die bereits mitgeteilten Thatsachen ausreichend gestützt ist, so darf doch nicht vergessen werden, dafs VOLKMANN, STILLING u. a. schon vor der Entdeckung SCHILLINGS auf Grund gewisser Mafs- und Formverhältnisse des Marks zu dem gleichen Schlusse gelangt waren und die Sicherheit desselben durch eine erfolgreiche Verteidigung gegen nachdrückliche Einwendungen KOELLIKERS erhärtet hatten. Der Gang ihrer durch VOLKMANN[2] inaugurierten, immer noch denkwürdigen Beweisführung war der folgende.

Entsprängen alle Rückenmarksnerven aus dem Gehirn, so müfste das Rückenmark einen Conus bilden, dessen Spitze am letzten Lendenwirbel, dessen Basis am ersten Halswirbel läge. Wir finden aber im Gegenteil das Lendenmark stärker als das Halsmark, und zwar ist am Lendenmark nicht etwa blofs die graue Substanz, sondern auch die weifse Substanz, in welche die Nervenwurzeln zunächst hineingelangen, verstärkt. Ebenso finden wir in der Halsanschwellung die weifse wie die graue Masse relativ stärker als oberhalb derselben; es erfolgt also die Verstärkung beider Substanzen an den Stellen, an welchen die gröfsten Summen von Nerven in das Mark eintreten resp. austreten. VOLKMANN fand auf Querschnitten des Pferderückenmarks den Flächeninhalt der weifsen Substanz in der Gegend des zweiten Nervenpaares 109 Quadratlinien, in der Gegend des dreifsigsten 121 Quadratlinien, also beträchtlich gröfser als nahe an dem Gehirn, während man, wenn alle Fasern zum Gehirn aufstiegen, in der Gegend des zweiten Nerven ein Plus erwarten sollte, welches der Aufnahme von 28 Nervenpaaren entspräche. Noch auffallendere Data erhielt VOLKMANN bei Crotalus mutus. Das Rückenmark desselben hatte trotz der Abgabe von 221 Nervenpaaren am zweiten Halswirbel nur eine Querschnittsfläche von 0,0058 Quadratzoll, am 221. Wirbel noch von 0,0016 Quadratzoll; die Summe der Querschnitte sämtlicher 221 Nervenpaare ergab eine Fläche von 0,0636 Quadratzoll, so dafs die Masse sämtlicher Nerven die des Halsmarks um das elffache übertrifft, ein Verhältnis, welches unmöglich in KOELLIKERS Sinne durch die relative Feinheit der Fasern im Mark erklärt werden kann, um so weniger, als VOLKMANN nicht einmal den Querschnitt der grauen Substanz von dem des Gesamtrückenmarkes abgezogen hat. VOLKMANN schlofs daher aus diesen Erfahrungen, dafs viele, wenn nicht alle Spinalnerven im Rückenmark selbst entspringen, und zwar nahe an dem Punkte, an welchem sie eintreten. Die entgegengesetzten Angaben, welche KOELLIKER bezüglich des menschlichen Rückenmarks bald darauf veröffentlichte, können angesichts der in VOLKMANNS Sinn erfolgten Entscheidung gegenwärtig beiseite gelassen werden. Wir verweisen

---

[1] BIRGE, *Arch. f. Physiol.* 1882. p. 435.
[2] R. VOLKMANN, WAGNERS *Handwörth.* Art.: Nervenphysiologie. 1844. Bd. II. p. 482.

hier lediglich auf die durch grofse Sorgfalt der Messungen ausgezeichnete Originalarbeit, sowie auf die treffliche Preisschrift von BRATSCH und RANCHNER[1], welche den VOLKMANN-KOELLIKERschen Streit durch Wiederholung entsprechender Messungen zu lösen suchten, indessen durch Prüfung der thatsächlichen Verhältnisse, namentlich bei Diplomyelia, ein für die KOELLIKERsche Ansicht entschieden ungünstiges Resultat zutage förderten. Endlich hat sich auch STILLING nach den Ergebnissen seiner Messungen gegen KOELLIKER ausgesprochen, da er die Zahl der Fasern der weifsen Substanz des Halsmarkes viel zu gering fand, um die Faserzahl aller Wurzeln zu decken.

Während die anatomische Beziehung der vorderen Wurzeln zu spezifischen Elementen des Rückenmarks durch ein ganz augenfälliges Faktum gekennzeichnet ist, herrscht über diejenige der h i n t e r e n W u r z e l n noch in allen Punkten mannigfacher Zweifel. Betreffs der gröberen Verhältnisse ist man zwar einig darüber, dafs die hinteren Wurzeln, welche im Gegensatz zu den vorderen nicht in vereinzelten Bündeln, sondern zu einem rundlichen Stamme zusammengefafst von der *medulla spinalis* abgehen, innerhalb der letzteren ganz so wie auch die vorderen in platte bandförmige Faserzüge aufgelöst in querer Richtung die longitudinalen Nervenröhren der weifsen Substanz an der Grenze von Seiten- und Hintersträngen durchsetzen; auch wird wohl von niemand in Abrede gestellt, dafs nur ein Teil der eingedrungenen Fasermassen sich direkt durch die *substantia gelatinosa Rolandi* zur grauen Substanz des Hinterhorns begibt, ein andrer Teil sich dagegen umbiegt und sich von neuem in zwei verschiedene Kategorien sondert, von denen die eine in abwärts gerichtetem longitudinalen Verlauf zu tieferen Regionen der grauen Hinterhörner hinab-, die andre zu höher gelegenen emporsteigt. Hinsichtlich des weiteren Verbleibs der hinteren Wurzeln ist aber nicht nur die Möglichkeit offen, dafs ein Teil derselben ohne jede innigere Beziehung zur grauen Substanz des Marks dem Gehirne (mindestens den GOLLschen Kernen der *medulla oblongata*) direkt zustrebt[2], sondern es ist strenggenommen auch nicht einmal anatomisch festgestellt, ob nicht vielleicht auch diejenigen Wurzelfasern, welche in das Markgrau verfolgt werden konnten, sei es bereits innerhalb desselben, sei es erst nach Austritt aus demselben innerhalb der weifsen Markstränge longitudinalen Verlauf annehmen und eine direkte nervöse Verbindung zwischen Gehirn- und Körperperipherie herstellen. Der Grund dieser Ungewifsheit liegt erstens in dem Umstande, dafs das feinere Verhalten der hinteren Wurzelfasern in dem Markgrau nur ungenügend geklärt ist, vor allem aber darin, dafs für die hinteren Wurzelfasern im Gegensatz zu den nervösen bisher noch kein anatomisch bestimmter Endpunkt innerhalb des Markgraus ermittelt werden konnte. Denn einerseits bedürfen die Angaben von GERLACH und RINDFLEISCH, nach welchen die Achsencylinder der hinteren Wurzelfasern bei ihrem Eintritt in die graue Substanz in ein Netzwerk zahlreicher feinster Achsenfibrillen zerfahren, ungeachtet der ihnen inwohnenden hohen Wahrscheinlichkeit, vielseitigerer Bestätigung, anderseits mangelt jeder Aufschlufs darüber, ob und wie sich die Achsencylinder der hinteren Wurzeln mit den Nervenzellen der grauen Substanz in Verbindung setzen. Denn wenn auch beim Neunauge ein direkter Zusammenhang von hinteren Wurzelfasern mit Ganglienzellen des Hinterhorns gesehen worden ist[3], so darf dieser Befund doch nicht auf höhere Tierarten oder den Menschen übertragen werden, da jene Ganglienzellen des Neunaugenmarks nur die Bedeutung am Entwickelungsorte zurückgebliebener Spinalganglienzellen besitzen und nicht mit den zentralen Ganglienzellen der Säugetiere oder des Menschen gleichwertig sind. Im Gegenteil scheint vielmehr sicher, dafs die Achsencylinder sensibler Nervenfasern bei den höher organisierten Geschöpfen keine unmittelbare Verbindung mit zentralen Ganglienzellen eingehen, ob sie statt

---

[1] BRATSCH u. RANCHNER, *Zur Anat. d. Rückenmarks* (von d. med. Facultät zu München gekrönte Preisschrift). Erlangen 1855.

[2] S. u. p. 15.

[3] FREUD, *Wiener Stzber.* Math..natw. Cl. III. Abth. 1878. Bd. LXXVIII. p. 81

dessen aber vielleicht in feinste Achsenfibrillen aufgelöst an die verzweigten Fortsätze der Ganglienzellen herantreten, kann mit Rücksicht auf gewisse früher (Bd. I. p. 519) mitgeteilte Beobachtungen von Deiters höchstens vermutet werden, ist aber bis jetzt noch niemals wirklich beobachtet worden und wahrscheinlich durch unsre histologischen Methoden überhaupt kaum möglich zu erweisen. Einen nur spärlichen und ganz unzureichenden Ersatz für die hervorgehobenen Lücken unsrer histologischen Kenntnis gewährt die Ermittelung einiger Verlaufsrichtungen, welche die gröberen Faserzüge der hinteren Wurzeln in der grauen Substanz einschlagen. In dieser Beziehung weiſs man erstens, daſs dieselben von der Spitze des Hinterhorns meridianartig gekrümmt in die graue Substanz ausstrahlen und den Querschnitten letzterer daselbst jenes eigentümliche Aussehen einer in die Fläche ausgebreiteten Meridianzeichnung erteilen, wie es die Fig. 178 bei *zz* angedeutet zeigt. Nahe der idealen Grenze von Vorder- und Hinterhorn, jedoch mehr hinterwärts von derselben, biegen diese bis dahin horizontalen Züge der hinteren Wurzeln ziemlich plötzlich um und nehmen mit einem Teile ihrer Fasern einen longitudinalen der Achse des Marks parallelen Lauf. Auf Querschnitten des Rückenmarks erscheinen daher an dem beschriebenen Orte Durchschnittsbilder kleiner Nervenbündel (Fig 178 *ppp*). Eine andre Portion der hinteren Wurzelfasern begibt sich zu der hinteren grauen Kommissur auf die entgegengesetzte Seite des Marks, eine dritte endlich zieht in horizontalem Laufe nach vorn gegen die medialen und lateralen Zellgruppen des Vorderhorns. Welchen Zielpunkten die hier aufgezählten Faserbündel zustreben, ist bisher nur Gegenstand von Hypothesen gewesen, welche auf gewissen später zu erörternden Ermittelungen der Physiologie beruhen, ist aber keineswegs durch histologische Präparationsmethoden klargelegt worden. Es wäre möglich, daſs die Fortsetzungen der hinteren Wurzeln in das Markgrau alle ohne Ausnahme ihr vorläufiges Ende in der grauen Substanz des Rückenmarks fänden; es wäre aber auch möglich, daſs dieses Schicksal nur einen Teil ihrer Primitivfasern betrifft, ein andrer, sei es noch innerhalb der grauen Substanz einen aufwärts gerichteten Lauf zum Gehirne einschlägt, sei es die graue Substanz nur durchsetzt, um auf der entsprechenden oder der entgegengesetzten Markhälfte wieder zur weiſsen Substanz überzutreten und zentralwärts emporzusteigen. Möglich wäre ferner, daſs nach Auflösung der hinteren Wurzelfasern in feinste Achsenfibrillen der grauen Substanz von allen einige Repräsentanten mit den nervösen Elementen des Markgraus Verbindungen eingingen, der Rest entweder innerhalb der grauen Substanz oder nach Verlassen der letzteren innerhalb der weiſsen hirnwärts stiege. Hiernach könnten also alle Faserelemente der hinteren Wurzeln direkt sowohl mit dem Grau des Rückenmarks als auch mit dem Gehirn in kontinuierlichem Zusammenhang stehen. Weiteren Möglichkeiten nachzuspüren kann jedoch unsre Aufgabe nicht sein. Dem Physiologen genügt es zu konstatieren, daſs das anatomische Verhalten der hinteren Wurzeln in der *medulla spinalis*, soweit es der direkten Wahrnehmung zugänglich war, nichts enthält, was der experimentell begründeten Forderung eines kontinuierlichen Konnexes aller hinteren Wurzelfasern mit allen möglichen Bezirken des Gehirn- und Markgraus ernstliche Schwierigkeiten bereitet.

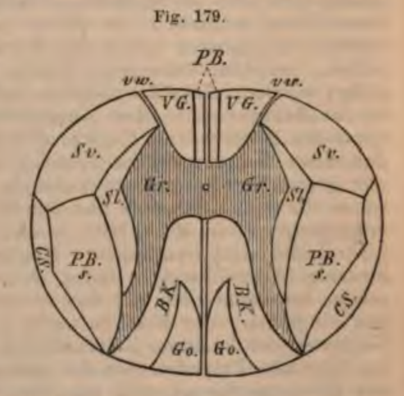
Ebenso unklar wie die anatomische Beziehung der hinteren Wurzeln zur grauen Substanz ist auch diejenige der Ganglienzellen untereinander. Man hat zwar, wie früher schon (s. Bd. I. p. 519) berichtet wurde, in einzelnen Fällen breite Anastomosen zwischen denselben gesehen, und nach Carrière[1] wären Vereinigungen der Art sogar häufiger, als die bisherigen thatsächlichen Ermittelungen vermuten lieſsen. Demungeachtet kann aber noch immer gezweifelt werden, ob die im ganzen doch noch keineswegs reichliche Zahl der vorhandenen thatsächlichen Beobachtungen zur Begründung einer allgemeinen Regel ausreicht. Denkbar bliebe nicht nur, daſs anastomotische Verbindungen

[1] Carrière, *Arch. f. mikrosk. Anat.* 1877. Bd. XIV. p. 125.

der Ganglienzellen häufiger vermöge der feinen Ramifikationen der verzweigten Fortsätze erfolgten, sondern es wäre selbst denkbar, daſs überhaupt gar keine regelmäſsigen Verbindungen derselben in dem bisher vermuteten Sinne statthätten. Um einen kontinuierlichen Zusammenhang der Ganglienzellen herzustellen, würde es auch genügen, wenn die zahlreichen in einem einzelnen Achsencylinder enthaltenen Achsenfibrillen sich mit verschiedenen in verschiedenen Ebenen oder an verschiedenen Punkten einer und derselben Ebene befindlichen Ganglienzellen verbänden. Kurz, der Möglichkeiten existieren mehrere, wirklich beobachtete Thatsachen besitzen wir dagegen nur wenige, und die wenigen, über welche unser Wissen verfügt, dürften zur Aufstellung eines allgemeinen Prinzips nicht ausreichen.

Es erübrigt schlieſslich die longitudinalen Fasermassen des Markweiſses hinsichtlich ihres anatomischen Verhaltens zu erörtern, ein Unternehmen, dessen Gelingen durch die bereits erwähnten Arbeiten von Tuerck und P. Schiefferdecker, vornehmlich aber von Flechsig in hohem Grade gefördert worden ist. Allgemein läſst sich zunächst sagen, daſs die Stränge der weiſsen Substanz kein gleichmäſsiges Gemenge von Fasern aller möglichen, sei es zentralen, sei es peripheren Nervengebiete darstellen, sondern aus gruppenweise geordneten durch ihren anatomischen Ursprung unterschiedenen Fasersystemen bestehen (Flechsigs Prinzip der systematischen Gliederung der zentralen Fasermassen). Denn nicht anders ist es zu deuten, wenn wir von Tuerck vernehmen, daſs bestimmten Erkrankungsherden des Groſshirns Degenerationen nur bestimmter Faserzüge des Rückenmarks entsprechen, und wenn Schiefferdecker berichtet, daſs die nach einer Markdurchschneidung oberhalb und unterhalb der Operationsstelle auftretenden fettigen Degenerationen stets die gleichen ihrer anatomischen Lage nach genau zu definierenden Faserpartien befallen, wenn Flechsig durch sorgfältige Untersuchungen menschlicher embryonaler Marke beweist, daſs die Entwickelung der Markscheiden die weiſse Substanz stets nur abteilungsweise in bestimmter Succession ergreift, und wenn trotz der Verschiedenheit der Wege, auf welchen die Existenz einer anatomischen Gliederung des Markweiſses erschlossen wurde, die gewonnenen Ergebnisse in allen wesentlichen Punkten übereinstimmen.[1] Das Bild, welches der Markmantel nach Flechsigs Ermittelungen gewährt, veranschaulicht der beistehende schematische Durchschnitt aus der Gegend des oberen Halsmarks in der Höhe des III. Cervikalnerven. Die einzelnen daselbst mit verschiedenen Buchstaben bezeichneten Abschnitte des den grauen Kern *Gr* umgebenden Markweiſses entsprechen den mit gemeinsamen anatomischen Ursprüngen versehenen Faserpartien des letzteren. Für die beiden Portionen, in welche die Vorderstränge zerlegt zu denken sind, hat Flechsig die Benennung der Pyramidenbahnen (*PB* Fig. 178) und der Vorderstranggrundbündel (*VG*) eingeführt, für die beiden, in welche die Hinterstränge schon von früheren Forschern gesondert wurden, die alten Bezeichnungen der Gollschen Stränge (*Go*) und der Burdachschen Keilstränge (*BK*) beibehalten. In den Seitensträngen unterscheidet er je vier

Fig. 179.



[1] Tuerck, *Wiener Stzber.* Math.-natw. Cl. 1851. Bd. VI. p. 288, u. 1853. Bd. XI. p. 93. — P. Schiefferdecker, *Arch. f. pathol. Anat.* 1876. Bd. LXVII. p. 542. — Flechsig, *Die Leitungsbahnen im Gehirn u. Rückenmark d. Menschen.* Leipzig 1876; *Ctrbl. f. d. med. Wiss.* 1877. No. 3, u. *Arch. d. Heilk.* 1877. p. 2.

Gruppen von Faserelementen, die vordere und die seitliche gemischte Seitenstrangzone (*Sv.* und *Sl* Fig. 179), die den Pyramidenbahnen der Vorderstränge gleichwertige Abteilung *PB.* und die Kleinhirnseitenstrangbahnen *CS.* Da bald die einen bald die andern dieser Fasersysteme dem Prinzipe der successiven Markscheidenbildung gemäfs je nach dem Alter der untersuchten Embryonen bald durch die Anwesenheit bald durch den Mangel der Myelinhülle mikroskopisch scharf gekennzeichnet waren, standen ihrer Verfolgung durch die gesamte *medulla spinalis* bis zu den höher gelegenen Zentralorganen keine gerade unüberwindlichen Schwierigkeiten mehr im Wege, und thatsächlich ist es denn auch Flechsig durch Anfertigung von Schnittreihen gelungen nachzuweisen, dafs die von ihm als Pyramidenbahnen bezeichneten Longitudinalfasern der Vorder- und Seitenstränge durch die Pyramiden der *medulla oblongata* bis zum Grofshirn, wo wir sie später noch einmal zu berücksichtigen haben werden, emporsteigen, dafs ferner die Kleinhirnseitenstrangbahnen bis in das Kleinhirn verfolgt werden können; die meisten noch übrigen Fasersysteme finden dagegen schon früher ein vorläufiges Ende in der *medulla oblongata*, die Gollschen Stränge und die Burdachschen Keilstränge in den grauen Kernen der gleichnamigen Abteilungen des verlängerten Marks, die vorderen und seitlichen Seitenstrangbündel in der *formatio reticularis* desselben (s. u. Med. oblongata); was endlich die Vorderstrangbündel angeht, so sind die hinteren Längsbündel der *medulla oblongata* als ihre Fortsetzungen zu betrachten. Individuelle Schwankungen in der Anordnung der genannten Fasergruppen sind bisher nur für die Pyramidenbahnen sicher konstatiert worden. Wie Flechsig berichtet, variiert das relative Verhältnis ihrer auf Vorder- und Seitenstrang verteilten Massen bei verschiedenen Individuen mannigfach. Es gibt selbst Fälle, in denen der gesamte Faserbetrag der Pyramidenbahnen ausschliefslich innerhalb des Vorderstrangs verläuft. Aus den vorstehenden Daten geht unmittelbar hervor, dafs die auf dem Querschnitt Fig. 179 ihrem relativen Umfang nach eingetragenen Fasersysteme sehr erheblich durch die Länge ihrer Bahn voneinander abweichen, und dieses rein äufserliche Moment ist es gerade auch, welches für das zeitliche Entstehen der Markscheidenbildung von mafsgebender Bedeutung ist; denn je länger die Bahn, desto später erhalten nach Flechsigs Untersuchungen die in derselben verlaufenden Nervenröhren das Merkmal ihrer vollendeten Entwickelung, die Myelinhülle. Einen zweiten die differente Natur der von Flechsig unterschiedenen Fasersysteme deutlich kennzeichnenden Satz haben die Messungen des Umfangs derselben auf verschiedenen Markhöhen ergeben. Die von ihm mitgeteilten Zahlwerte führen nämlich zu dem Schlusse, dafs nur drei Fasersysteme der *medulla spinalis*, die Pyramidenbahnen, die Kleinhirnseitenstrangbahnen und die Gollschen Stränge, auf ihrem Wege zur *medulla oblongata* von unten nach oben kontinuierlich an Umfang zunehmen, alle übrigen dagegen sprungweise Umfangsschwankungen mit mehr oder weniger grofser Deutlichkeit erkennen lassen, am auffälligsten da, wo grofse Nervenmassen von der Peripherie an das Mark herantreten, wie in der Hals- und in der Lendenanschwellung desselben. Es folgt hieraus also, dafs die vorderen und seitlichen Seitenstrangbündel, die Vorderstrangbündel und die Burdachschen Keilstränge einen grofsen Teil ihrer Fasern direkt aus den vorderen und hinteren Wurzeln beziehen müssen, später aber wieder an das Markgrau abgeben. Und wirklich sind ja auch einerseits Umbiegungen der hinteren Wurzeln sowohl in die Seitenstrangzone *Sl.* als auch in die Burdachschen Keilstränge unzweifelhaft konstatiert, anderseits liegen Angaben von Koelliker vor und werden von Flechsig bestätigt, dafs Fasern der vorderen Wurzeln erstens durch die vordere Kommissur zur entgegengesetzten Markhälfte übertreten, um in die Vorderstranggrundbündel nach auf- und abwärts umzubiegen, zweitens in das gleichseitige Vorderhorn eindringen, um sich nach Durchsetzung desselben in die vorderen Teile der Seitenstränge zu begeben und zentralwärts zu verlaufen. Der grofse, Fortschritt, welchen die Erkenntnis der Rückenmarkarchitektonik durch die vor-

stehenden anatomischen Untersuchungsresultate erfahren hat, liegt auf der Hand; die bisher nur sehr unvollkommen ermittelbaren Beziehungen des Rückenmarks zu den höher gelegenen Zentralteilen des Nervensystems haben an Klarheit ungemein gewonnen. Leider ist damit aber auch so ziemlich die Endstation unsers jetzigen Wissens erreicht. Denn wenn ADAMKIEWICZ[1] die dem Markgrau zunächst gelegenen Partien der Vorder-, Seiten- und Hinterstränge gegen Safranin- und Methylenblaufärbungen in eigentümlicher Weise empfänglich befunden hat, so läfst sich die Bedeutung seiner Beobachtung gegenwärtig gar nicht übersehen, ja nicht einmal entscheiden, ob hier nicht vielleicht statt physiologischer natürlicher künstliche durch die Erhärtungsmethode gesetzte Verhältnisse vorgelegen haben, und was vor allem die ungemein wichtige Frage nach dem zwischen den weifsen Marksträngen und den übrigen Elementen des Marks selbst, namentlich dem Markgrau, stattfindenden Zusammenhange betrifft, so ist dieselbe noch so gut wie ungelöst. Zwar steht wohl fest, dafs der ganze äufsere Umfang des grauen Markkerns von Fasermassen durchbohrt wird, welche offenbar dem Markweifs entstammen, aber das eigentliche Ziel der eingedrungenen Faserbündel ist mit einziger Ausnahme der Kleinhirnstrangbündel absolut dunkel. Von diesen hatte schon FLECHSIG auf das höchste wahrscheinlich gemacht, dafs sie mit dem Dorsalkern des Marks, den CLARKEschen Säulen, in inniger Beziehung ständen. Thatsächlich erwiesen wurde die Verbindung der im Dorsalkern enthaltenen Ganglienzellen mit den Faserelementen der Kleinhirnseitenstrangbündel, d. h. der Übergang von Achsencylinderfortsätzen der ersteren in die Bahn der letzteren wirklich gesehen, zuerst von PICK.[2] Über den eventuellen Verbleib der übrigen Faserbündel im Markgrau gibt die Existenz bestimmter Zugrichtungen nur sehr unbefriedigenden Aufschlufs. Wir wollen deshalb aber nicht unterlassen wenigstens einige derselben zu notieren, und heben namentlich hervor: erstens den Faserzug aus der seitlichen gemischten Seitenstrangzone (*Sl*) und den seitlichen Pyramidenbahnen (*PB.s*) gegen die vordere Kommissur hin, zweitens die Faserzüge aus der vorderen gemischten Seitenstrangzone (*Sv*) nach den Ganglienzellengruppen der Vorderhörner und zur vorderen Kommissur, drittens Faserzüge der GOLLschen Stränge gegen die CLARKEschen Säulen und zur hinteren Kommissur, viertens einen sehr auffälligen bisher nur von P. SCHIEFFERDECKER[3] gemeldeten Zug aus dem medianen Teil der Hinterstränge zu den vorderen Wurzeln, fünftens die Treppenfasern P. SCHIEFFERDECKERS, longitudinal im Markgrau verlaufende Nervenbündel, welche sowohl aus dem zuletzt angeführten Faserzug der Hinterstränge als auch aus demjenigen der vorderen gemischten Seitenstrangzone zur lateralen Ganglienzellengruppe hervorgehen, nachdem sich beide Züge, dieser zwischen den Ganglienzellen, jener gleich nach seinem Eintritt in das Markgrau, in ein Netzwerk von Achsenfibrillen aufgelöst haben.

Wie bereits früher bemerkt wurde, herrscht zwischen den Ermittelungen FLECHSIGS und den Erfahrungen, welche wir der Analyse pathologischer auf bestimmte Markbahnen beschränkter Prozesse verdanken, die erfreulichste Übereinstimmung. Die genauen Untersuchungen TUERCKS hatten schon vor den fundamentalen Arbeiten FLECHSIGS ergeben, dafs die Zerstörung gewisser Grofshirnabschnitte regelmäfsig von einer in zentrifugaler Richtung fortschreitenden Degeneration genau begrenzter Markbahnen gefolgt war. Dieselben lagen teils in den Vorder- teils in den Seitensträngen und wurden von ihm als Hülsenvorderstrang und Pyramidenseitenstrang unterschieden. Es sind dies die auf Vorder- und Seitenstränge verteilten Pyramidenbahnen FLECHSIGS (*PB* und *PB.s.* Fig, 179). Eine ganz analoge Verteilung degenerierter Partien fand SCHIEFFERDECKER bei Hunden, deren Mark an der Grenze von Dorsal- und Lumbarregion längere Zeit vor dem meist absichtlich herbeigeführten Tode durchschnitten worden war, unterhalb der Trennungs-

[1] ADAMKIEWICZ, *Wiener Stzber.* Math.-natw. Cl. III. Abth. 1884. Bd. LXXXIX. p. 245.
[2] PICK, *Ctrbl. f. d. med. Wiss.* 1878. p. 20.
[3] P. SCHIEFFERDECKER, *Arch. f. mikrosk. Anat.* 1873. Bd. X. p. 486 u. 488.

stelle vor, während VULPIAN, FRANCK und PITRES, endlich auch SINGER[1], letzterer unter genauer Berücksichtigung und Widerlegung der gegenteiligen Angaben von MAYSER und BINSWANGER[2], ebenfalls an Hunden feststellten, dafs Abtragungen bestimmter Rindenbezirke des Grofshirns scharf begrenzte absteigende Degenerationen innerhalb des spinalen Pyramidenseitenstrangs hervorrufen. Es ergibt sich also hieraus als neuer Gesichtspunkt die Thatsache, dafs die Pyramidenbahnen FLECHSIGS ihr nutritives Zentrum oberhalb der *medulla spinalis* im Grofshirn haben müssen. Durchschneidungsversuche des Marks haben ferner gelehrt, dafs die vorderen Wurzeln unterhalb der Schnittstelle keine fettige Degeneration erleiden, wohl aber innerhalb ihrer peripheren Stücke, wenn sie irgendwo nach ihrem Abgange von Marke durchtrennt werden. Damit ist aber ein zweites thatsächliches Moment gewonnen, der Nachweis nämlich geführt, dafs die vorderen Wurzeln innerhalb des Markgraus ihr vorläufiges Ende und ebenfalls auch ihr nutritives Zentrum erreichen, nicht aber in den Pyramidenbahnen oder überhaupt im Markweifse hirnwärts steigen.

Ebenso wie die Degenerationen, welche sich nach Zerstörung höher gelegener Zentralteile des Nervensystems zentrifugalen Laufs in tieferen entwickeln, nur ganz bestimmte Bahnen einschlagen, ebenso thun dies nach den Beobachtungen TUERCKS, SCHIEFFERDECKERS und FLECHSIGS auch diejenigen Degenerationen, welche sich oberhalb durchtrennter Markpartien in zentripetaler aufsteigender Richtung ausbreiten. Und zwar sind es lediglich die GOLLschen Stränge und die von FLECHSIG als Kleinhirnseitenstrangbahnen bezeichneten Fasermassen, in denen die nach aufwärts von einer Kontinuitätsunterbrechung der *medulla spinalis* fortschreitenden Entartungen zustande kommen, und für welche demgemäfs ein unterhalb der Zerstörungsregion gelegenes nutritives Zentrum vorausgesetzt werden mufs. Bezüglich der Kleinhirnseitenstrangbahnen ist ein solches höchst wahrscheinlich in den CLARKEschen Säulen des Dorsalmarks gegeben, bezüglich der GOLLschen Stränge dagegen in den Spinalganglien der hinteren Wurzeln zu vermuten. Denn sehr bemerkenswerter Weise wurde in einem von C. LANGE[3] genau beschriebenen pathologischen Falle, in welchem eine Geschwulst eine Anzahl hinterer Wurzeln komprimiert und zum Schwunde gebracht hatte, eine ausschliefslich in den GOLLschen Strängen aufsteigende Degeneration gefunden. Und auf experimentellem Wege ist die gleiche Beobachtung an Hunden gemacht worden, denen man die hinteren Wurzeln der einen Körperhälfte zwischen 4. und 7. Lendenwirbel durchtrennt hatte.[4] Bei mikroskopischer Untersuchung des Rückenmarks, welche nach Ablauf von ca. 4 Wochen vorgenommen wurde, liefs sich eine aufsteigende Degeneration unverkennbar nachweisen, welche auf den GOLLschen Strang der operierten Seite beschränkt war, bis zur Höhe des 12. Brustnerven schnell an Umfang abnahm, dann aber unter nur geringer Volumenverminderung durch das ganze Dorsal- und Halsmark bis zur *medulla oblongata* verfolgt werden konnte. Es scheint demnach, als ob wir in diesen Strängen eine direkte Fortsetzung der hinteren Wurzeln selbst, welche ihr nutritives Zentrum erwiesenermafsen in dem jeder einzelnen eingelagerten Spinalganglion besitzen, zu erblicken hätten, wobei freilich der Vorbehalt möglich ist, dafs die GOLLschen Stränge nur einen Teil der in den Achsencylindern der hinteren Wurzeln enthaltenen Achsenfibrillen repräsentieren (s. o. p. 10).

Im ganzen ergibt sich also aus dem gesagten folgendes Bild der Rückenmarksarchitektonik. Das Markgrau stellt den vorläufigen Endigungsort aller

---

[1] SINGER, *Wiener Stzber.* Math.-natw. Cl III. Abth. 1881. Bd. LXXXIV. p. 390.

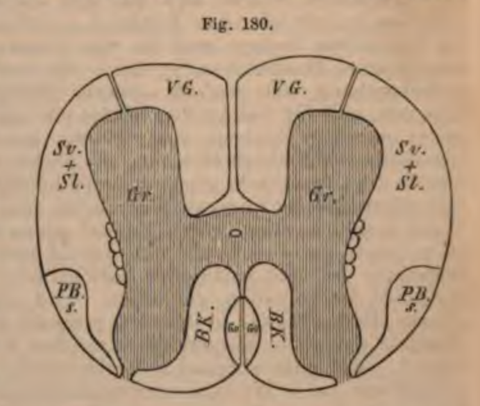
[2] MAYSER, *Arch. f. Psychiatr.* 1876. Bd. VII. p. 579. — BINSWANGER, ebenda 1879. Bd. XI. p. 327.

[3] C. LANGE, *Nord. med. urk.* 1872. Bd. IV. Abth. 2. No. 11. p. 1—18. Cit. in SCHMIDTS *Jahrb. d. ges. Med.* 1872. Bd. CLV. p. 281, u. P. SCHIEFFERDECKER, *Arch. f. pathol. Anat.* 1876. Bd. LXVII. p. 542.

[4] VULPIAN, *Arch. de physiol. pathol. et norm.* II. Sér. 1876. T. III. p. 814. — FRANCK et PITRES, *Gaz. méd. de Paris.* 1880. No. 12. p. 152. — SINGER, *Wiener Stzber.* Math.-natw. Cl. III. Abth. 1881. Bd. LXXXIV. p. 390. — LOEWENTHAL, PFLUEGERS *Arch.* 1883. Bd. XXXI. p. 350. — LANGLEY and SHERRINGTON, *The journ. of physiol.* 1884/85. Vol. V. p. 49.

vorderen, sicher auch eines Teils der hinteren Wurzeln und der meisten longitudinalen Fasern des Markweiſses dar. Ein direkter Zusammenhang besteht zwischen den Nervenröhren der letztgenannten Kategorie und denen der beiden ersten im allgemeinen nicht. Eine Ausnahme machen vielleicht in dieser Hinsicht nur die Gollschen Stränge, welche kontinuierlich in die hinteren Wurzeln überzutreten scheinen, beziehungsweise aus ihnen hervorgehen. In der hinteren Kommissur finden möglicherweise Kreuzungen hinterer Wurzelfasern statt, die vordere weiſse Kommissur führt zweifellos gekreuzte Fasern, welche teils den vorderen Wurzeln, teils den Pyramidenseitenstrangbahnen entstammen. Was diejenigen Fasermassen des Markweiſses endlich angeht, welche niemals weder eine aufsteigende noch eine absteigende Degeneration bei Verletzungen der Zentralteile erkennen lassen, so dürften dieselben vielleicht als spezielle Rückenmarksnerven zu betrachten sein, als Kommissurenfasern, welche verschieden hoch gelegene Punkte der *medulla spinalis* untereinander in Verbindung setzen und über zwei ihren beiderseitigen Endpunkten entsprechende Nutritionsherde verfügen. Schlieſslich muſs noch besonders hervorgehoben werden, daſs die Zusammensetzung des Markweiſses in verschiedenen Höhen der Medulla keine konstante sein kann. Wie erheblich die Gruppierung seiner Fasermassen variiert, lehrt am besten ein Vergleich des beistehenden (Fig. 180) nach Flechsig entworfenen Markquerschnitts aus der Höhe des XII. Dorsalnerven mit dem früheren der Höhe des III. Cervikalnerven entnommenen. Die im oberen Cervikalmark deutlich entwickelten Pyramidenvorderstrangbahnen und die Kleinhirnseitenstrangbahnen fehlen in dem unteren Dorsalmarke bereits ganz, während die Pyramidenseitenstrangbahnen (*P B. s.*) und die Gollschen Stränge *Go.* wenigstens sehr erheblich an Umfang verloren haben. Das Schwinden der Kleinhirnseitenstrangbahnen erklärt sich aus ihrem in der Höhe des XII. Dorsalnerven bereits vollendeten Übertritt zu den Clarkeschen Säulen, ebenso beruht auch die Reduktion der Pyramidenbahnen sicher auf einem Eindringen derselben in das Markgrau, da freie Endigungen von Nervenfasern im Marke überhaupt nicht vorkommen und die Eventualität, daſs die Fasern der Pyramidenbahnen innerhalb der Nervenwurzeln das Mark verlassen könnten, dadurch ausgeschlossen ist, daſs die in zentrifugaler Richtung vorschreitende Degeneration der ersteren keine entsprechenden Entartungen der vorderen oder hinteren Wurzeln zur Folge hat. Was die Umfangsabnahme der Gollschen Stränge betrifft, so ist möglich, daſs auch sie auf einem allmählichen Übergang derselben in das Markgrau beruht, jedoch nach dem oben gesagten auch ganz wohl denkbar, daſs sie durch den direkten Übertritt der Gollschen Stränge in die hinteren Wurzeln bedingt worden ist.

Fig. 180.



§ 137.

Die Leitungsbahnen im Rückenmark. Die histologische Zergliederung des Rückenmarks hat gelehrt, daſs die von der Peripherie an dasselbe herantretenden vorderen und hinteren Wurzeln

zum gröfsten Teile in eine eigentümlich beschaffene Substanz, das Markgrau, eindringen und sich vielfach wenigstens mit ganz spezifischen Formelementen des letzteren, den multipolaren Ganglienzellen, in unmittelbare Verbindung setzen. Schon von einem rein anatomischen Standpunkte aus wird daher zu erwarten sein, dafs die Physiologie andre Funktionen im Marke aufdecken wird, als sie den Primitivfasern der Nervenstämme zukommen, von welchen letzteren im Grunde nichts Weiteres ausgesagt werden kann, als dafs sie Leitungsapparate eines seinem eigentlichen Wesen nach unbekannten Bewegungsvorgangs darstellen. Denn so wenig wir berechtigt sind, den Nervenröhren der *medulla spinalis* und überhaupt des Zentralnervensystems Leistungen aufzubürden, welche den physikalisch und histologisch gleichwertigen Faserelementen der peripheren Nervenstämme entschieden fehlen, so sicher deutet die Erscheinung der andersartigen grauen Substanz mit ihren eigentümlichen Gebilden das Auftreten neuer Fähigkeiten an.

Von den peripheren Nervenprimitivfasern wissen wir aus der allgemeinen Nervenphysiologie, dafs sie ein doppelsinniges isoliertes Leitungsvermögen besitzen. Es existiert nicht der geringste haltbare Grund den Nervenfasern der Zentralorgane die gleichen Fähigkeiten abzusprechen. Es ist ferner schon früher erörtert worden, dafs von der einen dieser Fähigkeiten, dem doppelsinnigen Leitungsvermögen, normalerweise innerhalb der peripheren Nervenstämme kein Gebrauch gemacht wird, sondern dafs dort für jede der beiden möglichen Leitungsrichtungen besondere Fasern gegeben sind, und wir erinnern hier nur daran, dafs die Richtung der Leitung lediglich durch die Beschaffenheit der peripherischen und zentralen Endapparate bestimmt wird; eine Faser, deren Erregungsapparat im Rückenmark oder Gehirn liegt, ist zur zentrifugalen Leitung bestimmt und wird durch die Verbindung ihres peripherischen Endes mit Muskelfasern zur motorischen Faser. Eine Faser, deren Erregungsapparat (Sinnesorgan) am peripherischen Ende befindlich ist, ist zur zentripetalen Leitung bestimmt, ist eine sensible Faser und durch die Art der zentralen Endapparate, in welchen ihre Erregung einen Effekt hervorbringt, zur Vermittelung verschiedener Empfindungsformen qualifiziert. Bezüglich des Rückenmarks wird also vor allem untersucht werden müssen, ob und wie die Sonderung zentripetaler und zentrifugaler Leitungsbahnen in demselben aufrecht erhalten ist. Die Forschungsmittel, welche uns zur Lösung dieser Aufgabe zu Gebote stehen, sind das physiologische Experiment und die pathologische Beobachtung, beide aber nur dann von Wert, wenn sie mit einer genauen anatomischen Begrenzung der dem experimentellen Eingriff oder der Krankheitsursache ausgesetzt gewesenen Rückenmarkspartien verknüpft sind. Sehen wir zu, wie weit sie imstande gewesen sind, den Faserverlauf im Rückenmark physiologisch zu deuten und uns zu lehren

motorische und sensible Leitungen von der Peripherie durch das Mark bis zu ihrem zentralen Ende zu verfolgen.

Ch. Bell[1] hat zuerst auf die Ergebnisse von Versuchen gestützt den Satz aufgestellt, daſs die zentrifugal und zentripetal leitenden Nervenfasern vollständig gesondert in das Rückenmark ein- respektive austreten, und zwar, daſs die motorischen Fasern ausschlieſslich in den vorderen Nervenwurzeln das Mark verlassen, um zu den Muskeln des Rumpfes und der Extremitäten zu gehen, die von der Peripherie kommenden sensibeln Fasern ausschlieſslich durch die hinteren Nervenwurzeln das Rückenmark betreten. Man bezeichnet daher diese Thatsache als den Bellschen Lehrsatz, die vorderen Wurzeln als die motorischen, die hinteren als die sensibeln. Es ist dieser Lehrsatz vielfach angegriffen, von einzelnen älteren Forschern sogar gänzlich umgekehrt, von andern seine unbedingte Geltung insofern bestritten worden, als man auch in den Vorderwurzeln sensible Fasern annahm; indessen dürfte keiner der gegen ihn erhobenen Einwände einer genaueren Prüfung standhalten. Magendie war der erste, welcher durch Versuche an Säugetieren den anfangs wenig beachteten Bellschen Lehrsatz bestätigte und zu allgemeiner Geltung brachte, ohne daſs man aber deswegen berechtigt wäre, Bells Verdienste zu schmälern, wie dies von einigen Seiten geschehen. Übrigens ist auch Magendies Verdienst nicht zu überschätzen, insofern weit gründlicher und exakter durch J. Mueller an Fröschen und Panizza an Ziegen die Richtigkeit der Bellschen Angaben konstatiert wurde.[2] In folgenden Experimenten findet derselbe seine Begründung. Legt man bei einem lebenden Tiere vom Rücken aus durch Aufbrechen der Wirbelbogen den Teil des Rückenmarks bloſs, von welchem die Nervenstämme der hinteren Extremitäten ihren Ursprung nehmen, und durchschneidet mit der erforderlichen Vorsicht auf der einen, z. B. der rechten Seite, sämtliche vorderen, auf der linken sämtliche hinteren Wurzeln dieser Nerven, so zeigt sich unmittelbar nach beendeter Operation das rechte Hinterbein vollkommen gelähmt, das linke dagegen frei beweglich. Das Tier führt mit dem linken willkürlich alle Arten von Bewegungen meist vollkommen ebenso wie im unverletzten Zustande aus, während es die rechte Extremität vollkommen unbewegt nachschleppt. Das umgekehrte Resultat gibt die Prüfung der Sensibilität. Wir können auf die Haut der linken Extremität die stärksten mechanischen, chemischen, thermischen Reize anwenden, dieselbe mit konzentrierten Säuren ätzen, quetschen, verbrennen, ohne daſs Bewegungen, Fluchtversuche eintreten, welche eine Schmerzempfindung

---

[1] Ch. Bell, *An idea of a new anatomy of the brain.* London 1811, u. *Physiol. u. pathol. Unters. d. Nervensyst.*, aus d. Engl. von Romberg. Berlin 1832.

[2] Magendie, *Journ. de physiol.* 1822. T. II. p. 276. — Béclard, *Elém. d'anat. générale.* Paris 1823. p. 668. — Schoeps, Meckels *Arch.* 1827. p. 368. — J. Mueller, *Handb. d. Physiol.* Bd. I. p. 560. — Panizza, *Ricerche speriment. sopra i nervi.* Pavia.

verrieten, während dieselben Reize, auf die rechte Extremität appliziert, sogleich die lebhaftesten, unzweideutig Schmerzempfindung verratenden Bewegungen hervorrufen. Bei höheren Tieren bezeugen heftige Schmerzensschreie am deutlichsten das Vorhandensein der Sensibilität. Die Bewegungen, welche auf Hautreizung derjenigen Extremität, deren hintere Wurzeln unversehrt sind, entstehen, dürfen nicht etwa so gedeutet werden, als ob die erregten Nervenfasern selbst die motorischen wären und kontinuierlich zu den Muskeln gingen, welche in Kontraktion geraten. Wir werden alsbald den Beweis liefern, dafs diese Bewegungen teils auf Anregung einer bewufsten Empfindung willkürlich erzeugt, teils durch Übertragung der Erregung von einer sensiblen auf eine motorische Faser ohne Interkurrenz einer bewufsten Empfindung hervorgebracht, in keinem Falle aber direkt durch die Fasern, deren periphere Enden durch die Hautreize erregt werden, vermittelt sind. Zu noch schärferen Resultaten führen Reizungsversuche der blofsgelegten und durchschnittenen Wurzeln selbst. Reizen wir z. B. durch Quetschen eine unversehrte vordere Wurzel, so treten, solange die Nerven noch erregbar sind, konstant und unfehlbar Bewegungen derjenigen Muskeln und nur derjenigen Muskeln ein, welche von dem Stamme der gereizten Wurzel ihre Nerven erhalten, aber kein Zeichen von Empfindung. Reizen wir auf gleiche Weise die unversehrten hinteren Wurzeln, so treten allerdings auch Bewegungen ein, allein solche, welche sich entschieden als mittelbar durch Schmerzempfindung hervorgerufene kundgeben. Durchschneiden wir die vorderen Wurzeln quer zwischen ihrem Ursprung vom Rückenmark und ihrer Vereinigung mit den hinteren Wurzeln zum Stamme, so tritt auf Reizung des peripherischen Stumpfes konstant Kontraktion der von dem Stamme versorgten Muskeln ein, während die Reizung des zentralen Stumpfes von gar keinem Erfolg begleitet ist, das Tier vollkommen ruhig bleibt, weder eine Bewegung, die als direkter Erfolg einer gereizten motorischen Faser, noch eine solche, welche als willkürliche Reaktion auf Schmerzempfindung oder als Reflexbewegung zu deuten wäre, ausführt. Durchschneiden wir dagegen die hinteren Wurzeln, so bleibt umgekehrt die Reizung des peripheren Stumpfes ohne allen Erfolg, während auf Reizung des zentralen Stumpfes die deutlichsten Zeichen der Schmerzempfindung (Fluchtversuche oder Schreie) eintreten.

Aus den vorstehenden experimentellen Daten geht zur Evidenz hervor, dafs die vorderen Wurzeln solche Fasern enthalten, welche durch einen zentrifugal geleiteten Thätigkeitsvorgang die Kontraktion der Muskeln direkt vermitteln, das sind also die motorischen Fasern, dafs dagegen die hinteren Wurzeln nur solche Fasern enthalten, welche durch einen zentripetal geleiteten Thätigkeitsvorgang einen physiologischen Effekt, sei es eine bewufste Empfindung oder, wie später genauer zu erörtern sein wird, indirekt

durch mittelbare Auslösung der Erregung einer motorischen Faser eine Bewegung hervorbringen, das sind die sensibeln Fasern.

Die Angriffe, denen der BELLsche Lehrsatz öfters ausgesetzt gewesen ist, haben, wie erwähnt, nur geringe Bedeutung. Ein Teil derselben kommt entschieden auf Rechnung von Versuchsfehlern, ein andrer Teil beruht mehr auf spekulativen Mutmafsungen als auf experimentellen Ergebnissen. In die Klasse der durch Versuchsirrungen hervorgerufenen Ausstellungen scheint uns die Angabe zu gehören, dafs sich der BELLsche Lehrsatz nicht bestätigt, wenn man sich zur Reizung der Rückenmarkswurzeln an Stelle mechanischer Hilfsmittel des elektrischen Stromes bedient. Trifft und benutzt man nur diejenigen Vorsichtsmafsregeln, welche die Bildung von Stromschleifen, die Möglichkeit unipolarer Reizung, kurz die unbeabsichtigte Ausbreitung des elektrischen Reizes auf benachbarte Gebiete zu verhindern geeignet sind, hütet man sich also namentlich vor der Anwendung hier absolut entbehrlicher starker Stromintensitäten, so wird man vergeblich nach einer Bestätigung der dem BELLschen Prinzip entgegenlaufenden Behauptungen suchen und weder bei Reizung der peripheren Stämme von hinteren Wurzeln Bewegungen noch bei Reizung der zentralen Stämme von vorderen Wurzeln Zeichen von Schmerzempfindung erscheinen sehen. Ebenfalls in die Reihe der durch Versuchsfehler bedingten Irrungen glauben wir auch die Lehre von der sogenannten „rückläufigen Empfindlichkeit" verweisen zu müssen, eine Lehre, welche zuerst von MAGENDIE aufgestellt, später von CL. BERNARD und von SCHIFF verteidigt worden ist. Einwurfsfreie Versuche lassen nichts wahrnehmen, was MAGENDIES Behauptung rechtfertigen könnte, dafs die peripheren Stümpfe der durchschnittenen motorischen Wurzeln bei ihrer Reizung Schmerzempfindungen erzeugen, solange die sensibeln noch mit dem Marke kontinuierlich zusammenhängen, diese Fähigkeit aber mit der Durchtrennung der sensibeln Wurzeln einbüfsen.[1] Es liegt somit auch kein Grund vor zu der Annahme, dafs im Rückenmark oder den Häuten desselben (SCHIFF) entspringende sensible Fasern mit der Masse der motorischen Wurzelfasern aus dem Marke hervortreten, um unterhalb oder im Niveau des Spinalganglions umzuwenden und auf der Bahn der hinteren Wurzeln rückläufig zur Medulla zurückzukehren. In die Kategorie der rein spekulativen Einwände gehört endlich die Behauptung, dafs diejenigen sensibeln Nerven, deren Erregung die vielfach besprochenen Muskelgefühle vermittelt, nicht durch die hinteren, sondern durch die vorderen Wurzeln das Rückenmark betreten; es existiert für diese Behauptung nicht ein einziger irgend stichhaltiger Beweis, wohl aber gibt es Thatsachen, welche gegen dieselbe schwer in die Wagschale fallen. An Tieren wird die Frage kaum zu entscheiden sein, weil wir keine sicheren objektiven Merkmale für den Verlust oder die Fortdauer des Muskelsinns haben; alle jene, gröfstenteils bereits zur Sprache gekommenen zahlreichen Äufserungen des Muskelsinns, die so mannigfach sind, als die Verwendungen der grofsen Menge willkürlicher Muskeln von verschiedener mechanischer Funktion, können nur am Menschen nach der subjektiven Auffassung des empfindenden Individuums selbst genau beobachtet werden. Wir müssen daher auf geeignete pathologische Fälle bei Menschen warten, aus deren sorgfältiger Prüfung zu erschliefsen ist, ob die sensibeln Fasern, welche die Muskelgefühle vermitteln, durch die vorderen oder hinteren Wurzeln das Rückenmark betreten. Allein selbst wenn der günstige Fall einträte, dafs z. B. alle vorderen Wurzeln der Nerven einer Extremität krankhaft zerstört, die hinteren aber unversehrt wären, oder umgekehrt, so wäre doch immer sehr fraglich, ob dabei ein bestimmtes Resultat in betreff des Muskelsinns zu erlangen wäre. Von vornherein sollte man ein solches nur im

[1] MAGENDIE, *Journ. de physiol.* 1822. T. II. p. 276. — CL. BERNARD, *Leçons sur la physiol. et la pathol. du syst. nerveux.* 1858. T. I. p. 25. — SCHIFF, *Arch. f. physiol. Heilk.* 1851. Bd. X. p. 133, u. *Lehrb. d. Physiol.* Lahr 1859. p. 144. — Vgl. dagegen BROWN-SÉQUARD, *Journ. de la Physiol.* 1858. T. I. p. 180.

zweiten Falle erwarten, d. h. wenn bei völliger Zerstörung aller hinteren Wurzeln einer Extremität die Bewegung der Muskeln des unempfindlich gewordenen Gliedes noch immer mit genauen Muskelgefühlen verbunden wäre. In diesem Falle ließe sich allerdings mit einiger Sicherheit schließen, daß die fraglichen sensibeln Fasern in den vorderen Wurzeln enthalten sein müßten, vorausgesetzt, daß man die Existenz besonderer sensibler Fasern für den Muskelsinn zugibt, worüber ungeachtet des gelungenen Nachweises sensibler Nerven in Muskeln und Sehnen doch immmer noch die Entscheidung aussteht. Bei Zerstörung der vorderen Wurzeln und dadurch bedingter Lähmung der Muskeln kann von einer Prüfung der Empfindungen, welche mit der Bewegung dieser Muskeln sich verknüpften, begreiflicherweise nicht die Rede sein. Die übrigen Einwände gegen die Richtigkeit oder ausschließliche Geltung des Bellschen Lehrsatzes verdienen zum Teil keine Berücksichtigung, insofern sie längst widerlegt sind, teils erscheinen dieselben so wenig konstatiert oder so zweideutig, daß wir von ihrer eingehenden Erörterung absehen zu dürfen glauben.

Welche physiologische Bedeutung den von Kupffer und Hilbert[1] bei Menschen und bei verschiedenen Tieren nachgewiesenen allerdings ganz inkonstanten Anastomosen zwischen vorderen und hinteren Wurzeln oberhalb des Spinalganglions der letzteren beizumessen ist, muß ebenfalls dahingestellt bleiben. Jedoch wird bei der Prüfung des Bellschen Gesetzes auf sie zu achten sein, da durch sie sowohl der motorischen Wurzel sensible als auch der sensiblen Wurzel motorische Nervenfasern unregelmäßiger Weise beigemengt werden könnten.

Wie zahlreiche pathologische Beobachtungen und noch zahlreichere Vivisektionsergebnisse lehren, verlieren nach völliger Durchtrennung sei es des Lenden-, sei es des Dorsal- oder des unteren Halsmarks alle Körperteile, welche ihre Nervenfasern aus dem unterhalb der Eingriffsstelle gelegenen Markstumpfe beziehen, sowohl das Vermögen, sich bei der Erregung ihrer peripheren Nerven dem Bewußtsein durch Erweckung entsprechender Empfindungen bemerkbar zu machen, als auch dasjenige, durch Willensimpuls zu willkürlichen Aktionen herangezogen zu werden. Es ist daher ohne weiteres klar, daß die motorischen und sensibeln Wurzeln kein definitives Ende im Marke erreichen sondern Fortsetzungen bis zum Großhirne besitzen müssen, welches wir als die Entwickelungsstätte der bewußten Empfindung und als Ursprungsort der Willensimpulse ansehen dürfen. Das Rückenmark erscheint daher zunächst bedeutungsvoll, insofern es als Leitungsapparat von Nervenbewegungen dient, welche einesteils dem Großhirne in zentripetaler Richtung von der Peripherie aus zuströmen, andernteils dem Großhirne in zentrifugaler Richtung zu den peripheren motorischen Endapparaten, den Muskeln, entsandt werden. Da zentrifugal und zentripetal leitende Fasern getrennt als vordere und hintere Wurzeln an die *medulla spinalis* herantreten, so läßt sich vermuten, daß ihre Sonderung auch innerhalb der letzteren aufrecht erhalten bleiben wird. Es entsteht somit die Frage: in welchen Teilen des Rückenmarks sind die Bahnen zu suchen, welche einen sensiblen Eindruck zum Gehirn leiten,

---

[1] Hilbert, *Zur Kenntniss d. Spinalnerven*. Inaug.-Dissert. Königsberg i./Pr. 1878.

und diejenigen, welche einen Willenseindruck vom Gehirn zu den Ursprungsorganen der motorischen Fasern fortpflanzen? Die Antworten hierauf sind unendlich verschieden ausgefallen. Wir sehen bald die weifse, bald die graue Substanz als Leiter der sensibeln Eindrücke und des Willenseinflusses angegeben, bald die Vorder-, bald die Hinterstränge als Leiter der Empfindungseindrücke angesprochen.

Nichtsdestoweniger darf aber von einer gründlichen kritisch-historischen Betrachtung des vorliegenden Materials Abstand genommen werden. Denn einerseits kann es nicht zu unsern Aufgaben gehören, eine vollständige Geschichte der uns gegenwärtig beschäftigenden Frage zu geben, anderseits liefe es auch wohl dem Sinne eines Lehrbuchs entgegen, aller der zahllosen Widersprüche eingehend zu gedenken, welche das Studium der Rückenmarksphysiologie so unerquicklich machen. Die Ursache, dafs so viele und so ausgezeichnete Forscher sich auch nicht einmal über gewisse Hauptpunkte zu vereinbaren imstande waren, ist, wie jetzt behauptet werden darf, weniger darin zu suchen, dafs die zur Verfügung stehenden experimentellen Methoden zu roh und keiner feineren Ausbildung fähig waren, als vielmehr darin, dafs man die Schwierigkeiten, welche ihrer Ausführung entgegenstehen, zwar keineswegs verkannte, aber trotz alledem in gewissem Sinne unterschätzte und die Anwendung jener Vorsichtsmafsregeln versäumte, welche uns gegenwärtig im Grunde selbstverständlich erscheinen, deren rigorose Durchführung aber lange auf sich warten liefs, und deren Notwendigkeit erst durch die Arbeiten LUDWIGS und seiner Schüler einen hoffentlich für alle Zukunft überzeugenden Ausdruck gewonnen hat. Um die Leitungsbahnen der die bewufsten Empfindungen und der die willkürlichen Bewegungen vermittelnden Nerven im Rückenmarke aufzudecken, gebietet die Physiologie über zwei Wege. Der eine besteht darin, dafs man am lebenden Tiere die verschiedenen Teile des blofsgelegten durchschnittenen oder undurchschnittenen Rückenmarks mechanisch, chemisch oder elektrisch reizt und beobachtet, welche Teile hierbei direkte Muskelbewegungen auslösen und sich somit als motorische Nervenbahnen bekunden, welche Teile ferner bei ihrer Erregung unzweideutige Schmerzäufserungen veranlassen und sich dadurch als sensible Nervenbahnen ausweisen; der andre Weg besteht darin, dafs man einzelne Teile des Marks, der weifsen oder grauen Substanz, zerstört oder durchschneidet und das Verhalten des fortlebenden Tieres in betreff seiner Bewegungen und Empfindungen prüft; die Erhaltung oder der Verlust der willkürlichen Bewegung oder der Sensibilität dieses oder jenes Körperteils sind die Kriterien, nach denen die Funktion der zerstörten Markteile gedeutet wird. Beide Methoden führen zu befriedigenden Resultaten, wenn man sie mit der umsichtigen Sorgfalt ausführt, welche den unter LUDWIGS Leitung entstandenen Arbeiten von DITT-

MAR, MIESCHER, NAWROCKI und WOROSCHILOFF[1] ein so ausgezeichnetes Gepräge verleihen, sind aber sehr geeignet zahllose Widersprüche und Irrungen zu veranlassen, wenn man sie in der vor LUDWIG gebräuchlichen Weise übt. Ohne dem Eifer und Fleiſs der älteren Forscher zu nahe zu treten, kann nicht länger verkannt bleiben, daſs fast sämtliche Behauptungen, welche sie aufgestellt haben, nur mit groſser Vorsicht aufgenommen werden dürfen. Viele von ihren thatsächlichen Angaben entziehen sich jeder Kontrolle, da es ganz unmöglich ist, die Art des von ihnen gemachten Eingriffs nachträglich genau zu bestimmen, die bedenkenfreie Sicherheit aber, mit welcher einigen die isolierte Durchschneidung oder Reizung anatomisch begrenzter Markteile gelingt, der kritischen Beurteilung keinerlei objektiven Maſsstab gewährt; andre und zwar sehr wesentliche Angaben müssen als entschieden irrige bezeichnet werden und dienen nur dazu das Miſstrauen gegen die übrigen zu bestärken. Zu den unleugbar falschen Aufstellungen ist zu rechnen erstens die Lehre LONGETS[2], welche eine Zeitlang und zwar bereits vor LONGET auch in VAN DEEN einen Vertreter gefunden hat. Dieselbe reihte sich als einfache Konsequenz an den BELLschen Lehrsatz an und verschaffte sich deshalb einen ungemein leichten Eingang. Kurzgefaſst lautet diese Lehre folgendermaſsen: die vorderen weiſsen Stränge des Rückenmarks sind wie die vorderen Wurzeln ausschlieſslich für die Leitung der Bewegungsimpulse bestimmt, die hinteren weiſsen Stränge wie die hinteren Wurzeln ausschlieſslich für die Leitung der sensibeln Eindrücke, mit andern Worten: alle motorischen Bahnen, durch welche vom Gehirn aus die peripherischen Muskeln zur Bewegung veranlaſst werden, liegen ausschlieſslich in den Vordersträngen, die sensibeln Bahnen, durch welche die Gefühlseindrücke von der Peripherie zu den Empfindungsorganen im Hirn geleitet werden, ausschlieſslich in den Hintersträngen.

Die Unzulässigkeit der vorstehenden Sätze erhellt ohne weiteres aus den früher besprochenen anatomischen Verhältnissen des Rückenmarks. Die graue Substanz desselben findet in ihnen keine Stelle; und doch kann ohne diese sicher kein vom Hirne kommender zentrifugaler Leitungsimpuls auf die vorderen Wurzeln übergehen, höchst wahrscheinlich ebensowenig ein von den hinteren Wurzeln stammender zentripetaler umgekehrt zum Gehirne gelangen.

---

[1] DITTMAR, *Arb. aus d. physiol. Anstalt zu Leipzig.* 1870. p. 4. — MIESCHER, ebenda. p. 172. — NAWROCKI, ebenda. 1871. p. 89. — WOROSCHILOFF, ebenda. 1874. p. 99.

[2] LONGET, *Anat. u. Physiol. des Nervensyst*, deutsch von HEIN. 1847. Bd. I. p. 231; *Recherches expér. et pathol. sur les progr. et les fonctions des faisceaux de la moëlle épin* Paris 1841. Nur noch historishes Interesse beanspruchen die älteren Arbeiten von MAGENDIE, *Journ. de physiol.* 1823. T. III. p. 153, u. *Leçons sur les fonct. et les maladies du système nerveux.* Paris 1839. T. II. p. 153. — BELLINGERI, *De medulla spinali nervisque ex ea prodeuntibus.* Turin 1823. — SCHOEPS, *Ueber d. Verricht. verschiedener Theile des Nervensyst.* MECKELS *Arch.* 1827. p. 368. — ROLANDO, *Sperimenti sui fascicoli del midollo spin.* Torino 1828. — CALMEIL, *Recherch. sur la struct., les fonct. et le ramolliss. de la moëlle épin. Journ. de progrès.* 1828. T. XI. p. 77.

Denn wie bereits angegeben, verbinden sich sämtliche vorderen Wurzelfasern mit den Ganglienzellen der grauen Vorderhörner, wo sie gleichsam eine vorläufige Haltestation erreichen, und von den hinteren Wurzeln steht fest, dafs sie mindestens zu einem grofsen Teile in die graue Substanz der *medulla spinalis* eindringen. Nur von denjenigen Partien der weifsen Hinterstränge, welche den Namen der GOLLschen Stränge führen, liefse sich mit einigem Grunde behaupten, dafs sie aus einer einfachen Umbiegung eines Teils der hintern Wurzelfasern entstanden wären. Indessen kann auch für die GOLLschen Stränge nicht wohl bestritten werden, dafs sie Fasern aus der grauen Marksubstanz erhalten, und somit wäre auch für sie die Möglichkeit vorhanden, dafs sie ausschliefslich durch die graue Marksubstanz hindurch mit den hinteren Wurzeln kommunizierten. Diese anatomischen Thatsachen würden allein genügen, der Lehre LONGETS allen Boden zu entziehen, dieselbe ist aber auch experimentell sowohl durch VAN DEEN selbst als auch durch die Arbeiten STILLINGS, SCHIFFS, BROWN-SÉQUARDS u. a.[1] für widerlegt anzusehen.

Als zweite irrige Anschauung, welche von vornherein zurückgewiesen werden mufs, ist zu bezeichnen die Angabe VAN DEENS[2], dafs die Nervenröhren der weifsen Substanz, soweit sie nicht direkte Fortsetzungen der vorderen und hinteren Wurzeln darstellen, in keinerlei Weise auf mechanische, chemische und elektrische Reize reagieren, das allen peripheren Nervenröhren innewohnende Vermögen der Reizbarkeit also eingebüfst haben. Es hat Jahre gekostet diese Behauptung zu widerlegen, zumal dieselbe von einem hochverdienten Forscher wie SCHIFF[3] nicht nur rückhaltlos acceptiert, sondern auch noch auf die gesamte graue Substanz ausgedehnt und durch Einführung einer prägnanten Nomenklatur gangbarer gemacht wurde. Indem SCHIFF den vermeintlich unerregbaren Abschnitten der Zentralorgane die Fähigkeit absprach von sich aus den nervösen Leitungsvorgang zu erzeugen, und nur die Fähigkeit, den von anderswoher überkommenen Leitungsvorgang fortzupflanzen, zuerkannt wissen wollte, nannte er alle diejenigen zentralen Elemente, welche zentripetal anlangende Empfindungseindrücke dem Empfindungsorgan übermittelten, ästhesodisch, alle diejenigen, welche die zentrifugalen Bewegungs-

---

[1] VAN DEEN, *Tijdschr. voor natuurlijke Geschied. an physiol. door* VAN DER HOEVEN *en* DE VRIESE. 1838. Deel V. 3 Stuk. p. 151; *Nadere Ontdekk. over d. Eigenschappen van het ruggemerg* etc. Leyden 1839; *Traités et découv. sur la physiol. de la moëlle épinière* (a. dem Holländ.). Leyden 1841. — STILLING. *Unters. üb. d. Funct. d. Rückenmarks u. der Nerven.* Leipzig 1842. — BROWN-SÉQUARD, *Récherch. et expér. sur la physiol. de la moëlle épin.* Paris 1856; *Compt. rend.* 1847. T XXIV. p. 849; *Compt. rend. de la soc. de biologie.* 1849. p. 194; *Gaz. méd. de Paris.* 1849. p. 233, 1850. p. 169, 1851. p. 209, 1855. No. 31. 36—38; *Compt. rend.* 1855. T. XLI. p. 118, 347 u. 477; *Rapport sur quelq. expér. de M.* BROWN-SÉQUARD *par F.* BROCA *lu à la société de biol. le 24 juillet 1855.* Paris 1855; *Journ. de la physiol.* 1858. T. I. p. 139, 176. 344, 472; T. II. p. 65. — SCHIFF, *Mittheil. d. Berner naturf. Ges.* 1853. p. 336, 1857. p. 385 u. 386; *Compt. rend.* 1854. T. XXXVIII. p. 926; *Gaz. des hôpitaux.* 1855. p. 466; *Lehrb. d. Physiol.* Lahr 1859. p. 228.

[2] VAN DEEN, *Over de gevoelloosheid van het ruggemerg, Ned. Tijdschr. v. Geneesk.* Bd. III. p. 393. — MOLESCHOTTS *Unters. z. Naturl.* 1860. Bd. VII. p. 380; *Over de gevoelloosheid van de cerebrospinal. centra voor electric.* (Separatabdruck).

[3] SCHIFF, *Lehrb. d. Physiol.* Lahr 1858—5; PFLUEGERS *Arch.* 1882. Bd. XXVIII. p. 537, Bd. XXIX. p. 537, 1883. Bd. XXX. p. 199.

impulse den vorderen Wurzeln und den von letzteren versorgten motorischen Apparaten zugehen liefsen, **kinesodisch**.

Den mehr oder weniger umfassenden Bestätigungen[1], welche diesen Anschauungen von verschiedenen Seiten her zu teil wurden, ist gegenwärtig, wie überhaupt der ganzen Lehre, keine Bedeutung beizumessen. Es besteht gegenwärtig kein begründeter Zweifel mehr daran, dafs der elektrische Reiz von allen Punkten der nervösen Zentralorgane Bewegungen peripherer motorischer Apparate auszulösen vermag, ohne gerade, sei es direkt die Nervenfasern der vorderen Wurzeln treffen zu müssen, oder die letzteren indirekt auf dem Wege des Reflexes durch Erregung sensibler, aus den hinteren Wurzeln stammender Fasern in Thätigkeit zu versetzen. Die willkürlichen Muskeln der unteren Extremitäten geraten in ausgesprochene Zuckungen, wenn bestimmte Abschnitte des Vorderhirns[2] oder der isolierten Vorderstränge des Halsmarks[3] mit schwachen Induktionsströmen tetanisiert werden, Kontraktionen der Blasenwand, des quergestreiften *constrictor urethrae*[4], des Uterus[5] lassen sich durch elektrische Reizungen der *pedunculi cerebri* und der gesamten Rückenmarkssachse bis zum Abgang der zu den genannten Organen führenden peripheren Nervenstämme erzielen; die elektrische Erregung der grauen Substanz des Rückenmarks ruft ebenso konstant wie diejenige der sensibeln Wurzeln auf dem Wege des Reflexes, also, wie wir später finden werden, durch Auslösung eines zentripetal sich fortpflanzenden nervösen Thätigkeitsvorgangs, Kontraktionen der Gefäfsmuskulatur[6] und, was SCHIFF und FOA[7] anfänglich zu bestreiten versuchten, Pupillenerweiterung (bei Kaninchen, Hunden, Katzen) hervor. Kurz es ist eine Reihe feststehender Thatsachen zu verzeichnen, welche beweisen, dafs der weifsen und grauen Substanz der *medulla spinalis* das ihr durch VAN DEEN und SCHIFF abgesprochene Vermögen der direkten Erregbarkeit zweifellos zukommt, und welche somit den neu aufgestellten Begriffen der Kine- und Ästhesodie jeglichen Halt rauben.

Sehen wir nun von den erwähnten zweifellos irrigen Vorstellungen ab und fragen, welche Ansicht an Stelle der verlassenen

---

[1] Vgl. O. FUNKE, dieses Lehrb. 4. Aufl. Bd. II. p. 537. — H. SANDERS, *Geleidingsbanen in het ruggemerg voor de gevoelsindrukken.* Groningen 1866. — P. GUTTMANN, *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1866. p. 134. — VULPIAN, *Leçons sur la physiol. générale et comparée du système nerveux.* Paris 1866. — S. MAYER, PFLUEGERs *Arch.* 1868. Bd. I. p. 166. — HUIZINGA, ebenda. 1870. Bd. III. p. 81.

[2] FRITZSCH u. HITZIG, *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1870. p. 300. — HITZIG, *Unters. üb. d. Gehirn.* Berlin 1874. p. 1.

[3] FICK u. ENGELKEN, *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1867. p. 198, u. PFLUEGERs *Arch.* 1869. Bd. II. p. 414. — BIEDERMANN, *Wiener Stzber.* 1883. III. Abth. Bd. LXXXVII. p. 210. — MENDELSSOHN, *Arch. f. Physiol.* 1883. p. 281.

[4] J. BUDGE, *Ztschr. f. rat. Med.* III. R. 1864. Bd. XXI. p. 1 u. 174, Bd. XXIII. p. 78; PFLUEGERs *Arch.* 1869. Bd. II. p. 511.

[5] TH. KOERNER, *Ctrbl. f. d. med. Wiss.* 1864. p. 353.

[6] C. DITTMAR, *Arb. a. d. physiol. Anstalt zu Leipzig.* 1870. p. 4.

[7] P. FOA u. M. SCHIFF, *L'Imparziale.* 1874. Bd. XIV. No. 20—22; *Ctrbl. f. d. med. Wiss.* 1876. p. 118. — S. dagegen die unter GRUENHAGENs Leitung angefertigte Dissert. von HURWITZ, *Ueber die Reflexdilatation d. Pupille.* Erlangen 1878. — Vgl. ferner SCHIFF, PFLUEGERs *Arch.* 1883. Bd. XXXI. p. 357.

Lehre LONGETS zur herrschenden wurde, so haben wir zunächst zu konstatieren, daſs sich eine einheitliche Anschauung bisher noch nicht Bahn zu brechen vermocht hat. Zwar stimmen alle Forscher darin untereinander überein, daſs die graue Substanz der *medulla spinalis* absolut unentbehrlich ist für die Leitung der motorischen und sensibeln Impulse, weichen aber sofort sehr wesentlich untereinander ab, wenn es sich darum handelt die Wege genauer zu bestimmen, welche in der weiſsen und der grauen Substanz für den Durchgang des zentrifugalen und zentripetalen Leitungsvorgangs zur Verfügung stehen. Es sind namentlich drei Anschauungen zu registrieren, von welchen jede sicher einige richtige Elemente in sich birgt, von welchen aber keine weder bisher eine allgemeine Anerkennung sich zu verschaffen imstande gewesen ist, noch künftighin, soweit wir sehen, Aussicht hat zu einer solchen zu gelangen. Wir gedenken zuvörderst der modifizierten Lehre VAN DEENS.[1] Teils durch eigne neue Versuche teils durch die Kritik, welcher seine älteren Experimente und Schluſsfolgerungen durch STILLING[2] unterworfen wurden, zum Aufgeben seiner ursprünglichen, der LONGETschen ganz konformen Anschauung genötigt, hielt er allerdings immer noch aufrecht, daſs die willkührliche Bewegung allein durch die weiſsen Vorderstänge vermittelt werde, glaubte aber aus einigen Versuchen schlieſsen zu müssen, daſs dieselben Stränge mit der an sie grenzenden vorderen grauen Substanz auch Empfindungen zu leiten fähig seien, und daſs die Vorderstränge zur Übertragung des Willenseinflusses auf die vorderen motorischen Wurzeln der Mithilfe der vorderen grauen Substanz bedürften. Er hielt ferner aufrecht, daſs die weiſsen Hinterstränge allein für die Leitung der sensibeln Eindrücke bestimmt seien, fügte aber hinzu, daſs auch die hintere graue Substanz an dieser Leitung beteiligt sei, daſs insbesondere die hintere graue Substanz in Verbindung mit den Hintersträngen die letzteren befähige, die sensibeln Eindrücke von der Peripherie zum Hirn fortzupflanzen. Er fügte endlich seinen früheren Sätzen hinzu, daſs die graue Substanz einerseits Eindrücke von den Hintersträngen nach den Vordersträngen überleiten, anderseits sowohl sensible Eindrücke von einer zentripetal leitenden (sensiblen) Faser auf andre, als auch Erregung einzelner zentrifugal leitender Fasern auf andre übertragen, also den in wenigen Fasern herabgeleiteten Willensimpuls auf eine groſse Anzahl motorischer Fasern überpflanzen könne. Die Bedeutung der eben skizzierten Sätze ist klar, zum erstenmale wird der grauen Substanz eine Beteiligung an den nervösen Leitungen im Marke zuerkannt, während LONGET, wie VAN DEEN früher, alle Leitungen ausschlieſslich in die weiſse Substanz verlegt. Zu einer

---

[1] VAN DEEN, *Tijdschr. voor natuurlijke Geschied en physiol. door* VAN DER HOEVEN *en* DE VRIESE, Deel V. 3 Stuk. 1838. p. 151; *Nadere Ontdekk. over d. Eigenschappen van het ruggemerg* etc. Leyden 1839; *Traités et découvertes sur la physiol. de la moëlle épin.* (a. dem Holländ.). Leyden 1841.

[2] STILLING, *Unters. üb. d. Functionen d. Rückenmarks u. d. Nerven.* Leipzig 1842.

ähnlichen immerhin jedoch in wesentlichen Punkten abweichenden Anschauung war indessen auch STILLING gekommen. Indem derselbe die älteren Arbeiten VAN DEENS einer genauen experimentellen Kontrolle unterzog, die darin mitgeteilten Versuche wiederholte und variierte, kam er zu einer Lehre, deren wichtigste Sätze, nachdem sie lange Zeit kein Zuvertrauen gewinnen konnten, später von SCHIFF und BROWN-SÉQUARD teilweise rehabilitiert worden sind. Die Grundzüge dieser Lehre STILLINGS sind folgende. Die hintere weiſse Substanz ist empfindlich, doch nur wenn sie mit der grauen Substanz in Verbindung steht; die hintere graue Substanz ist empfindlich, mag sie mit der hinteren weiſsen Substanz in Verbindung stehen oder nicht, ohne hintere graue Substanz kommt keine Empfindung zustande; die vordere weiſse Substanz ist unempfindlich, ebenso die vordere graue Substanz; die Bewegungen entstehen durch Vermittelung der vorderen grauen Substanz, ohne dieselbe kann der Wille keine Bewegung hervorbringen; die vordere graue Substanz trägt die Einflüsse des Willens (oder die Erregung sensibler Fasern, welche zu Reflexbewegungen führt) den vorderen Nervenwurzeln zu. Solange nur eine kleine Brücke hinterer grauer Substanz den unteren Abschnitt des Rückenmarks mit dem oberen (und dem Gehirn) verbindet, bleibt das Gefühl in allen hinter der Verletzung des Marks gelegenen Körperteilen unverändert erhalten. Solange umgekehrt nur noch eine kleine Brücke vorderer grauer Substanz vordere und hintere Rückenmarkshälfte vereinigt, bleibt die willkürliche Bewegung in allen Teilen unterhalb der Verletzung ungestört. Die hintere und vordere weiſse Substanz leitet nach STILLING nicht in der Längsachse des Rückenmarks, sondern in der Querrichtung; erstere leitet die sensibeln Eindrücke von den hinteren Wurzeln quer nach der hinteren grauen Substanz, letztere die motorischen Einflüsse von der vorderen grauen Substanz nach auſsen zu den vorderen Nervenwurzeln.

Vergleichen wir diese Sätze mit der LONGETschen Lehre, so sehen wir, daſs sie im völligen Gegensatze insofern stehen, als jene alle wesentlichen Funktionen der weiſsen Substanz zusprach, STILLING in noch ausschlieſslicherer Weise, als VAN DEEN in seiner späteren Arbeit, der grauen. Es wird uns aber auch, ohne daſs wir nötig hätten, die Beweiskraft der betreffenden Versuche zu prüfen, klar, daſs ein Teil der STILLINGschen Sätze unmöglich richtig sein kann. Es ist schlechterdings undenkbar, daſs die weiſsen Stränge, welche ausschlieſslich aus Längsfasern bestehen, in der Querachse des Rückenmarks leiten; sie müssen absolut in der Richtung der Längsachse leiten. Hierin ist ihm denn auch späterhin niemand beigetreten; dagegen ist von gewissen Seiten ein um so gröſserer Nachdruck gelegt worden auf den durch STILLING neu eingeführten Gedanken, daſs die kleinsten Partien grauer Marksubstanz genügen könnten, um die umfassendsten mit den übrigen Markteilen vorgenommenen Kontinuitätstrennungen hinsichtlich der Integrität der

Leitungsvorgänge zu kompensieren. Die Umgestaltung, welche die Leitungslehre des Rückenmarks in dieser Richtung erfahren hat, erfolgte durch die Arbeiten SCHIFFS und BROWN-SÉQUARDS, auf welche hier näher eingegangen werden mufs. Beide stimmen in vielen Hauptpunkten überein, so dafs wir eine gesonderte Betrachtung beider ersparen und uns auf eine beiläufige Erwähnung der Differenzen beschränken können; ebenso ist hier nicht der Ort zu untersuchen, wem die Priorität der Entdeckung dieser und jener Thatsache oder dieser und jener Ansicht gehört.

Was zunächst die Leitung der sensibeln Eindrücke betrifft, so bestätigten SCHIFF und BROWN-SÉQUARD zwar die LONGETsche Beobachtung, dafs Reizung der Hinterstränge Schmerz hervorruft, ja dafs die Hinterstränge die einzigen empfindlichen Teile des Rückenmarks sind, kein andrer Teil der weifsen oder grauen Substanz auf direkte Reizung Schmerzensäufserungen hervorruft; allein trotzdem bestreiten sie den von LONGET aus dieser Thatsache gezogenen Schlufs, dafs die Hinterstränge die Leiter der sensibeln Eindrücke zum Hirn seien. BROWN-SÉQUARD betrachtet sie sogar als völlig unbeteiligt bei der Leitung der Empfindung, SCHIFF spricht ihnen nur eine beschränkte Leitungsfähigkeit für eine bestimmte Klasse von Empfindungen zu, wie wir gleich sehen werden, und erklärt die auf ihre direkte Reizung entstehenden Schmerzen aus einer Mitreizung der sie schräg durchsetzenden hinteren sensibeln Wurzelfasern. Dafs die Hinterstränge nicht die sensibeln Eindrücke zum Hirn leiten, schliefsen sie aus der von ihnen in Übereinstimmung mit VAN DEENS späteren und STILLINGS Angaben gemachten Beobachtung, dafs nach vollständiger Durchschneidung beider Hinterstränge oberhalb des Abgangs der Wurzeln des *plexus ischiadicus* die Empfindlichkeit der hinteren Extremitäten für Schmerzeindrücke nicht allein nicht verloren ging, wie nach LONGET notwendig ist, sondern sogar beträchtlich erhöht wurde, Hyperästhesie eintrat, so dafs verhältnismäfsig geringe mechanische oder chemische Reize der Extremitäten, die von unversehrten Tieren kaum beachtet werden, heftige Schmerzreaktionen hervorriefen. Die Tiere machten energische Fluchtversuche, schrieen, führten also in erhöhtem Mafse solche zusammengesetzte Bewegungen aus, welche wir als einzige objektive Merkmale der Schmerzempfindung kennen und welche, da sie zum Teil mit vor dem Schnitt gelegenen Körperteilen ausgeführt werden, auch eine ungestörte Leitung der Schmerzeindrücke im Mark durch die Region des Schnitts hindurch darthun. Über die eventuelle Deutung dieser auffälligen Wahrnehmungen werden wir jedoch besser im nächstfolgenden Paragraphen handeln.

Den umgekehrten Beweis für die Nichtbeteiligung der hinteren Stränge an der Leitung der Schmerzeindrücke führten SCHIFF und BROWN-SÉQUARD dadurch, dafs nach ihren Erfahrungen die Schmerzempfindlichkeit in den Hinterextremitäten verloren gehen soll, wenn

man an der oben bezeichneten Stelle das ganze Mark mit Ausnahme der Hinterstränge quer durchschneidet. BROWN-SÉQUARD läſst nach dieser Operation alle Empfindlichkeit trotz der Erhaltung der Hinterstränge verloren gehen, betrachtet, wie STILLING, diese Operation überhaupt als äquivalent mit totaler Rückenmarksdurchschneidung; SCHIFF vermiſst dagegen nur die Empfindlichkeit für Schmerzen, während die Empfindlichkeit für Tasteindrücke erhalten bleiben soll. Hieraus folgert SCHIFF, daſs für diese beiden Qualitäten des Gefühls verschiedene Leitungsbahnen vorhanden seien, von denen nur die für die Tasteindrücke bestimmten in den Hintersträngen verlaufen sollen. Mit andern Worten: jede sensible Stelle des Körpers schickt zwei Leitungsfasern durch die hinteren Wurzeln in das Mark, eine, welche für die Tastempfindung bestimmt ist, in die weiſsen Hinterstränge, in denen sie isoliert zum Hirn läuft, und eine zweite, für das Gemeingefühl (Schmerz) bestimmte in die sogleich zu erörternden Markteile. Es gerieten nach SCHIFF die Tiere infolge der Markdurchschneidung bei alleiniger Schonung der Hinterstränge in den Zustand der sogenannten Analgesie, sie verrieten durch Bewegungen der Ohren und Augenlider u. s. w. die Wahrnehmung jeder leisen Berührung der hinteren Extremitäten oder auch des bloſsgelegten Ischiadicusstammes, reagierten aber nicht durch Schmerzenszeichen, wenn der leise Berührungsdruck bis zur Zerquetschung der Glieder oder des Nervenstammes gesteigert wurde. Blutverluste steigerten diesen Zustand, erhöhten die Berührungsempfindlichkeit, ohne Schmerzempfänglichkeit herbeizuführen. Ehe wir auf die Kritik dieser Lehre eingehen, wollen wir uns nach den Bahnen, welche SCHIFF für die Leitung der Gemeingefühle, BROWN-SÉQUARD für die Leitung der Empfindungen überhaupt ermittelt hat, umsehen. Diese Bahnen liegen nach SCHIFF und BROWN-SÉQUARD in der grauen Substanz, in welche sie schon STILLING verlegt hatte, nach STILLING und BROWN-SÉQUARD nur in dem hinteren Teile derselben, nach SCHIFF in ihrer ganzen Dicke. Die Versuche, welche dieser überraschenden Lehre zu Grunde liegen, sind folgende. SCHIFF fand unveränderte Forterhaltung der Schmerzempfindlichkeit der Hinterextremitäten, wenn er sämtliche Stränge der weiſsen Substanz am Brustmark durchschnitt, so daſs Gehirn- und Schwanzteil des Marks nur durch graue Substanz noch zusammenhingen; er fand aber sogar Fortdauer der Empfindlichkeit, wenn er die graue Substanz selbst bis auf kleine Verbindungsbrücken durchschnitt, und zwar war es gleichgültig, ob diese Brücken aus hinterer zentraler oder vorderer grauer Substanz bestanden. (Auch VAN DEEN hat später Erhaltung der Empfindlichkeit gefunden, wenn er das Rückenmark von hinten durchschnitten und nur die Vorderstränge mit dem nächstangrenzenden Teil der grauen Substanz unversehrt gelassen hatte.) Dabei ergab sich ferner das wunderbare, daſs die Schmerzempfindlichkeit in allen Teilen des Hinterkörpers erhalten schien, gleichviel ob der

leitende Rest von grauer Substanz den Vorderhörnern oder Hinterhörnern oder dem Zentrum angehörte. Hieraus folgert SCHIFF, daſs jede beliebige Querschicht grauer Substanz die Empfindung aller Punkte des Hinterkörpers leitet, also selbst in leitender Verbindung mit allen sensibeln (Gemeingefühls-) Fasern des Hinterkörpers stehen muſs, sich also etwa ebenso verhält, wie ein mit Kochsalzlösung gefüllter Trog, in welchen zahllose einzelne Elektroden eintauchen, welcher aus allen die elektrischen Ströme aufnimmt und nach allen Richtungen weiter leitet. Fragen wir nun, wie sich SCHIFF und BROWN-SÉQUARD diesen aus den Versuchen erschlossenen Modus der sensiblen Leitung erklären, auf welche anatomische Beschaffenheit und Anordnung der leitenden Substanz sie ihn zurückführen, so begegnen wir bei SCHIFF einer bestimmt ausgesprochenen Hypothese. Es sind nach ihm durch vielfache Anastomosen zu einem dichten Netzwerk verbundene, allenthalben durch die graue Substanz zerstreute Ganglienzellen, welche durch einmündende hintere Wurzelfasern die Schmerzeindrücke zugeleitet erhalten und nun dieselben in sich von Zelle zu Zelle nach allen Richtungen, also auch zum Gehirn fortpflanzen. Da nach SCHIFF diese hypothetischen Zellennetze gleichförmig in der ganzen Dicke der grauen Substanz liegen, so ist es ihm erklärlich, daſs vordere wie hintere graue Substanz ganz gleich leiten, daſs jede kleine Brücke derselben die Empfindung aller Punkte der hinteren Körperteile leiten kann, kurz, es stimmt, wie leicht zu sehen ist, diese Hypothese zu allen seinen den nackten Versuchsergebnissen angepaſsten Folgerungen.

Ganz analog den Vorstellungen über die sensibeln Leitungsbahnen im Marke sind diejenigen, welche man sich nach SCHIFF von den motorischen zu machen hat. SCHIFF bestätigt zunächst die alte durch VAN DEEN und LONGET vertretene, nachträglich auch von VOLKMANN durch Versuche gestützte Lehre, daſs die weiſsen Vorderstränge Bewegungsanregungen vom Hirn den vom Mark abgehenden vorderen Wurzelfasern zuleiten. Er beobachtete bei Fröschen und in seltenen Fällen auch bei Säugetieren Erhaltung der spontanen Bewegungen in den Hinterextremitäten, wenn er in der Gegend der oberen Brustwirbel das ganze Mark, weiſse und graue Substanz, mit Ausnahme der Vorderstränge durchschnitten hatte. Dagegen behauptet SCHIFF im Gegensatz zu beinahe allen andern Experimentatoren (auſser z. B. STILLING), daſs auſser den Vordersträngen auch die graue Substanz Bewegung leite, und zwar nicht nur die vordere (wie STILLING angibt), sondern auch die hintere, und überhaupt jede beliebige Querschicht derselben, daſs ferner die graue Substanz wie die sensibeln Eindrücke, so auch die motorischen Impulse nach allen Richtungen fortpflanze.

Eine Kritik der eben auseinandergesetzten verschiedenen Lehren ist schwierig, indessen Dank den Bemühungen LUDWIGS und seiner

Schüler gegenwärtig leichter durchführbar als zu einer Zeit, in welcher die zur Erkenntnis der Rückenmarksfunktionen erforderlichen operativen Eingriffe weder so genau durch das Mikroskop kontroliert noch mit so bewundernswerter Präzision ausgeübt wurden, wie jetzt. Während früher die von SCHIFF aufgestellte Behauptung, daſs fast jede kleinste Querschnittspartie der grauen Substanz für den Gesamtquerschnitt derselben vikarierend eintreten könne, und die geordnete Leitung durch das Markgrau hindurch also nicht auf eine anatomische räumlich bestimmte Verteilung der leitenden Elemente zurückzuführen sei, nur insofern Widerspruch fand, als sich dieselbe schwer mit dem uns innewohnenden Vermögen alle Arten von Empfindungen im ganzen recht genau zu lokalisieren und räumlich bestimmte Muskelgruppen willkürlich in Thätigkeit zu versetzen vereinbaren lieſs, stehen uns jetzt durch die nach LUDWIGS Methoden ausgeführte Arbeit WOROSCHILOFFS experimentelle von späteren Forschern[1] mehrfach bestätigte Daten zur Verfügung, welche zweifellos darthun, daſs den zentrifugalen und zentripetalen Leitungsvorgängen, an deren regelrechten Ablauf die normale Leistungsfähigkeit einer Extremität z. B. geknüpft ist, thatsächlich örtlich begrenzte, konstante Bahnen im Markweiſs angewiesen sind. WOROSCHILOFF hat gezeigt, daſs die Zerstörung der weiſsen Vorder- und Hinterstränge und der gesamten grauen Substanz in der Höhe des letzten Brustwirbels bei Kaninchen, solange die Seitenstränge erhalten bleiben, keinen Einfluſs auf die sensible Reaktion und die normale Bewegungsfähigkeit der Hinterextremitäten ausübt, während die isolierte Durchtrennung des rechten und linken Seitenstrangs nach beiden Richtungen hin eine anscheinend absolute Lähmung bewirkt. Tetanisierung des vom Gehirne abgelösten Halsmarks, welche im ersten Falle deutliche Streck- und Beugebewegungen der Hinterbeine hervorrief, blieb im zweiten Falle ganz ohne Effekt. Die motorischen Impulse, welche die willkürliche Aktion der hinteren Gliedmaſsen bedingen, steigen demnach, mindestens innerhalb des unteren Dorsalmarks, nicht in Fasern herab, welche den Vordersträngen angehören, und ebensowenig steigen die von den gleichen Körperpartien übermittelten sensibeln in Fasern aufwärts, welche im Bereiche der Hinterstränge gelegen sind, sondern beide nervösen Bewegungsvorgänge, die zentrifugal sowohl als auch die zentripetal verlaufenden, werden in Nervenbahnen fortgepflanzt, welche nebeneinander in den von allen früheren Forschern fast vollständig vernachlässigten Seitensträngen anzutreffen sind. Wie wenig man an die letztere Möglichkeit vor LUDWIG und WOROSCHILOFF auch nur gedacht hat, ergibt sich am deutlichsten aus der Art und Weise, wie SCHIFF den von ihm geführten Nachweis von der motorischen

[1] Vgl. N. WEISS, *Wiener Stzber.* Math.-natw. Cl. III. Abth. 1879. Bd. LXXX. p. 340. — OTT, *The Journ. of physiol.* 1879/80. Vol. II. p. 443.

Natur der Seitenstränge im Cervikalmark verwertete. Nachdem er festgestellt hatte, daſs in denselben die einzig vorhandenen unerläſslichen Bahnen der respiratorischen Nerven enthalten seien, erscheint ihm dieser Befund lediglich als eine Ausnahme von der Regel, nicht im entferntesten aber als ein Fingerzeig, in den Seitensträngen der übrigen Markpartien nach entsprechenden Verhältnissen zu forschen. Dagegen hat die mühevolle Arbeit WOROSCHILOFFS eine wirksame Anregung gegeben sowohl andre Abschnitte des Rückenmarks als auch andre Tierarten einer ähnlichen Prüfung zu unterziehen und durch die Ausdehnung, welche hierbei die in ihr niedergelegten Ergebnisse auf das Halsmark des Kaninchens[1] einerseits, auf das obere Lendenmark des Hundes[2] anderseits erfahren haben, an allgemeiner Bedeutung gewonnen.

Bei der Erwägung, welche Vorstellungen man sich über die Anordnung der Leitungsbahnen im Rückenmarke aus den Angaben WOROSCHILOFFS zu bilden hat, müssen wir uns vor allem daran erinnern, daſs zunächst die motorischen zentrifugal leitenden Fasern der Seitenstränge keineswegs etwa als direkte Fortsetzungen der vorderen Wurzeln angesehen werden dürfen, sondern, wie die histologische Zergliederung der *medulla spinalis* überzeugend dargethan hat, mit letzteren nur durch Vermittelung der im vorderen Markgrau enthaltenen Ganglienzellen in Beziehung treten können. Zu einer ganz entsprechenden anatomischen Anschauung führt aber auch eine später zu erwähnende experimentell-physiologische Thatsache hinsichtlich der zentripetal leitenden Seitenstrangfasern; auch von diesen haben wir uns also vorzustellen, daſs das zentrale Markgrau zwischen sie und die ihnen physiologisch gleichwertigen Elemente der hinteren Wurzeln eingeschaltet liegt. Ist dem aber so, so ist zugleich auch klar, erstens, daſs sich weder die in zentrifugaler noch die in zentripetaler Richtung zwischen Gehirn und Körperperipherie ablaufenden nervösen Leitungsvorgänge der grauen Substanz im Sinne SCHIFFS als eines indifferenten Leitungswegs bedienen, und zweitens, daſs eben nur bestimmte Abschnitte des Markgraus, diejenigen nämlich, aus welchen die einzelnen Elemente der in den Seitensträngen enthaltenen langen Hirnbahnen jedes für sich hervorgehen, den nervösen Verkehr zwischen Gehirn und Körperperipherie herstellen. Darf nun aber auch für bewiesen gelten, daſs die Seitenstränge der *medulla spinalis*, zweifellos wenigstens im unteren Dorsalmark, Nervenröhren führen, welche vordere und hintere Nervenwurzeln durch Vermittelung des Markgraus mit dem Groſshirne, der Ursprungsstätte aller willkürlichen Thätigkeit und dem Sitze des bewuſsten Empfindens, in Verbindung setzen, so bleibt immerhin noch zu erörtern, welche Teile der Seitenstränge, oder ob vielleicht die

[1] OTT, *Contributions to the physiol. and pathol. of the nervous system.* 1880. Part II. Separatabdruck.
[2] N. WEISS, *Wiener Stzber.* Math.-natw. Cl. III. Abth. 1879. Bd. LXXX. p. 340.

Seitenstränge in toto aus den in Rede stehenden Fasern zusammengesetzt sind, und ferner, welche Bedeutung wir den weifsen Vorder- und Hintersträngen des Marks beizulegen haben, speziell ob wir auch den letzten Rest der älteren Lehre LONGETS für beseitigt erachten dürfen, d. i. ob wir die bis dahin fast allgemein zugegebene motorische Natur der Vorder- und die sensible der Hinterstränge zu streichen haben. Bezüglich der ersten Frage ergeben die nach LUDWIGS sicheren Operationsmethoden ausgeführten Durchschneidungsversuche WOROSCHILOFFS, dafs die zentrifugalen und zentripetalen Leitungsfasern der Hinterextremität im unteren Dorsalmarke des Kaninchens zwar durch die ganze Masse der Seitenstränge zerstreut liegen, dafs aber der wesentlichste Teil beider Fasergattungen in einem Abschnitt der Seitenstränge eingeschlossen ist, welcher etwas weniger als die innere Hälfte des mittleren Drittteils derselben umfafst. Hinsichtlich der zweiten Frage ist freilich auch WOROSCHILOFF in Übereinstimmuug mit SCHIFF und BROWN-SÉQUARD zu der Überzeugung gelangt, dafs einerseits die reine Durchschneidung der weifsen Hinterstränge von absolut gar keiner Sensibilitätslähmung in den unterhalb des Schnitts gelegenen Körperteilen begleitet werde, ja sogar, und hier im Widerspruch mit seinen beiden Vorgängern, auch nicht einmal eine Modifikation der Sensibilität im Sinne einer Hyperästhesie verursache, und dafs anderseits die Durchtrennung der Vorderstränge in der Höhe des letzten Brustwirbels keinen störenden Einflufs auf die Motilität beider Hinterbeine ausübe. Indessen scheint uns hieraus noch nicht gefolgert werden zu dürfen, dafs die Vorderstränge absolut gar keine motorischen Leitungsbahnen enthalten, welche das Gehirn mit den Ursprüngen der vorderen Wurzeln in Verbindung setzten, und ebensowenig, dafs die Hinterstränge aller cerebralen Bahnen für zentripetale Leitungen ermangeln. Was zunächst die motorische Natur der Vorderstränge angeht, so müssen wir allerdings davon absehen, zu gunsten derselben die älteren Versuchsergebnisse LONGETS, VAN DEENS, VOLKMANNS und SCHIFFS anzuführen. Denn wenn uns diese Forscher auch versichern, bei Fröschen das ganze Rückenmark bis auf die Vorderstränge quer durchschnitten und danach willkürliche Bewegungen in den unterhalb der Trennungsstelle gelegenen Körperteilen beobachtet zu haben, wer bürgt uns jetzt dafür, dafs bei den von ihnen operierten Tieren nicht auch Seitenstrangreste erhalten geblieben sind? Ist nun aber auch vielleicht ganz rückhaltslos einzuräumen, dafs kein sicherer Versuch existiert, aus welchem das Vorhandensein cerebraler motorischer Leitungsbahnen in den Vordersträngen mit Gewifsheit zu erschliefsen wäre, so ist auf der andren Seite doch auch zuzugeben, dafs die scheinbare Effektlosigkeit der isolierten Vorderstrangdurchschneidung im unteren Dorsalmarke des Kaninchens noch keineswegs unbedingt für die Zulässigkeit der entgegengesetzten Folgerung spricht. Denn erstens reichen unsre Prüfungsmittel, ob die Moti-

lität ganz unversehrt oder vielleicht dennoch teilweise geschädigt sei, bei Tieren entschieden nicht aus. Es läſst sich somit auch nicht bestimmt angeben, ob die Durchschneidung der Vorderstränge, mag sie so exakt ausgeführt sein wie nur möglich, bei Mangel sichtbarer d. h. auffälliger Motilitätsstörungen nicht vielleicht partielle bei Tieren sehr schwer nachzuweisende Muskellähmungen zur Folge gehabt habe. Zweitens aber fallen gewisse histologische Ermittelungen FLECHSIGS, nach welchen bestimmte Teile der Vorder- und Seitenstränge von anatomischem Standpunkte aus als gleichwertige Bildungen angesehen werden müssen, schwer für die motorische Natur mindestens eines Teils der Vorderstränge ins Gewicht. In dem histologischen Abschnitt unsrer Darstellung (s. o. p. 13) ist gezeigt worden, daſs die Pyramidenbahnen der Vorder- und Seitenstränge ihrer Entwickelungsgeschichte nach zusammengehören. Aus WOROSCHILOFFS Untersuchungen geht aber gerade hervor, daſs diejenige Zone der Seitenstränge, deren Excision die Motilität der Hinterextremitäten am ausgiebigsten vernichtet, sehr annähernd mit dem von FLECHSIG als Pyramidenseitenstrang bezeichneten Abschnitt des Markweiſses zusammenfällt. Selbstverständlich gewinnt demnach die Vermutung ungemein an Wahrscheinlichkeit, daſs der dem Pyramidenseitenstrang anatomisch verwandte Teil des Vorderstranges dem ersteren auch physiologisch nahe stehen dürfte, d. h. ebenfalls zentrifugal leitende Fasern führt, welche zur Übertragung der Willensimpulse auf die motorischen Wurzeln bestimmt sind. Was die übrigen longitudinalen Nervenröhren der Vorderstränge anbelangt, FLECHSIGS Vorderstranggrundbündel, so scheint zweifellos, daſs sie abgesehen von den ihnen beigemengten vorderen Wurzelfasern auch solche motorische Fasern führen, durch welche die einzelnen in nächster Nähe voneinander entspringenden Wurzeln miteinander verknüpft werden. Wenigstens berichtet WOROSCHILOFF[1], daſs die alleinige Durchtrennung der Vorderstränge in der Höhe der unteren Lendenwirbel die willkürliche Motilität der Hinterextremitäten ebenso aufhebe wie die Durchschneidung des Seitenstrangs in der Höhe des letzten Brustwirbels.

Es bleibt noch die Frage nach der sensiblen Natur der Hinterstränge zu beantworten. Für dieselbe lassen sich vorderhand nur geltend machen die eben erwähnten Beobachtungen SCHIFFS und die ebenfalls schon (s. o. p. 15) berichtete Thatsache, daſs die GOLLschen Stränge nach Durchschneidung der hinteren Wurzeln oberhalb des Spinalganglions fettig degenerieren. Aus dem letzten Verhalten folgt unbedingt, daſs die GOLLschen Stränge sich in kontinuierlichem Zusammenhange mit den hinteren Wurzeln befinden, also, die absolute Gültigkeit des BELLschen Gesetzes vorausgesetzt, gleichfalls aus zentripetalleitenden Nervenröhren bestehen. In wie weit die Angaben

---

[1] WOROSCHILOFF, a. a. O. p. 121.

Schiffs für stichhaltig anzusehen sind, ist noch immer vielfachem Zweifel unterworfen. Eine große Stütze würde denselben indessen erwachsen, wenn die Notwendigkeit nachgewiesen sein würde, für die taktilen und für die schmerzhaften Erregungen der Körperperipherie besondere Nervenendapparate und Nervenfasern zu statuieren. Die Erfahrungen der Pathologen zur Entscheidung der uns hier beschäftigenden Frage heranzuziehen erscheint bei der Zweideutigkeit des vorliegenden Materials kaum rätlich.[1]

In dem bisherigen haben wir von den Leitungswegen im Rückenmark im allgemeinen gehandelt, ohne auf dessen Zusammensetzung aus zwei symmetrischen, zu einem großen Teil vollständig voneinander getrennten Seitenhälften Rücksicht zu nehmen. Wie die pathologische Beobachtung aber schon seit langer Zeit gelehrt hat, erfahren die motorischen und die sensibeln Leitungsbahnen innerhalb der nervösen Zentralorgane eine Kreuzung. Apoplektische Blutergüsse oder anderweitige krankhafte Veränderungen in gewissen (unten zur Sprache kommenden) Teilen des menschlichen Gehirns sind stets mit motorischer und sensibler Lähmung der entgegengesetzten Körperhälfte verbunden. So bedingen Blutergüsse in die rechten Streifen- und Sehhügel konstant Lähmung der Muskeln der linken Extremitäten und Verlust des Empfindungsvermögens der linken Körperhälfte. Wir haben demnach zu untersuchen, wo diese unzweifelhaft vorhandene Kreuzung der zentrifugalen und zentripetalen Leitungsbahnen stattfindet, ob in der *medulla spinalis* oder in der *medulla oblongata* oder erst in den Abschnitten des eigentlichen Gehirns. Befragen wir hierüber die Anatomie, so bezeichnet uns dieselbe zwei Gegenden des Rückenmarks und des verlängerten Marks, in welchen Faserkreuzungen direkt wahrgenommen werden können, die vordere weiße Kommissur des erstgenannten Zentralorgans nämlich, wo eine teilweise Kreuzung motorischer Wurzelfasern (s. o. p. 13) statthat, und die große Pyramidenkreuzung des zweiten, wo die höchst wahrscheinlich ebenfalls motorischen Pyramidenseitenstrangbahnen beider Markhälften in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle ganz aus der einen Markhälfte durch die vordere weiße Kommissur zur andren herübertreten, um sich den Pyramidenvorderstrangbahnen anzuschließen und mit ihnen die eigentlichen Pyramiden der *medulla oblongata* zusammenzusetzen. Für die Fasern der hinteren sensibeln Wurzeln ist ein teilweiser Übertritt zur gegenüberliegenden Rückenmarkshälfte zwar wahrscheinlich gemacht, aber immer nur ein teilweiser, und dieser nicht einmal völlig zweifellos. Was die Anatomie also an verläßlichen Daten bietet, weist auf

[1] Vgl. Friedreich, *Arch. f. pathol. Anat.* 1863. Bd. XXVII. p. 1. — Tuerck, *Wiener Sitzber.* Math.-natw. Cl. 1856. Bd. XXI. p. 112. — E. Leyden, *Die graue Degenerat. der hinteren Rückenmarksstränge.* Berlin 1864, u. *Arch. f. pathol. Anat.* 1867. Bd. XL. p. 170. — E. Cyon, *Die Lehre von der Tabes dorsual.* Berlin 1867, u. *Arch. f. pathol. Anat.* 1867. Bd. XLI. p. 353.

eine mehr oder weniger vollständige Kreuzung der sensibeln Leitungsbahnen innerhalb der *medulla spinalis*, und eine sehr unvollkommene der motorischen an dem gleichen Orte hin und befürwortet die Vermutung, daſs die Hauptkreuzungsstelle der motorischen Leitungsfasern in der Pyramidenkreuzung der *medulla oblongata* zu suchen sei.

Sehen wir nun zu, ob und inwiefern sich das physiologische Experiment den vorstehenden Sätzen günstig erweist, d. h. also, welche Folgen nach der halbseitigen Durchschneidung verschiedener Stellen des Rückenmarks oder Gehirns beobachtet worden sind. Gesetzt, wir hätten die rechte Rückenmarkshälfte in der Höhe der mittleren Brustwirbel quer durchschnitten und es träte motorische Lähmung der rechten hinteren Extremität, dagegen sensible Lähmung, d. h. Unempfindlichkeit der linken Extremität ein, so würden wir den Schluſs ziehen, daſs an der betreffenden Rückenmarksstelle sich die sensibeln Fasern der linken Extremität auf ihrem Wege zum Gehirn befänden, dagegen die motorischen der rechten Extremität auf ihrem Wege vom Gehirn, daſs mithin der Kreuzungsort der sensibeln Fasern unterhalb, derjenige der motorischen Fasern dagegen oberhalb des Schnitts liegen müſste. Zeigte sich die motorische Lähmung auch dann noch auf derselben Seite, auf welcher die halbseitige Durschneidung stattfand, wenn letztere am obersten Ende des Marks dicht unter der *medulla oblongata* ausgeführt wäre, so würden wir schlieſsen müssen, daſs die motorischen Fasern sich überhaupt im Rückenmark nicht kreuzen, sondern erst höher oben u. s. w.

Der erste, welcher die halbseitige Durchschneidung des Marks ausgeführt hat, war FODÉRA; er fand nach dieser Operation Fortbestehen der Empfindlichkeit auf der Seite des Schnitts, Verlust derselben auf der entgegengesetzten Seite, vollkommene motorische Lähmung der auf der Seite des Schnitts gelegenen Muskeln; ähnliche Resultate erhielt SCHOEPS, nur daſs er zuweilen auch auf der dem Schnitt entgegengesetzten Seite fortbestehende Empfindlichkeit wahrnahm. VAN DEEN fand, daſs nach vollständiger querer Durchschneidung einer, z. B. der rechten, Rückenmarkshälfte oberhalb des Ursprungs der Extremitätennerven die Empfindung in der rechten Extremität fortbestand, dieselbe auch noch Bewegungen, welche er aber nur als Reflexbewegungen deutete, zeigte; auch auf der linken Seite fand er Zeichen erhaltener Empfindlichkeit. STILLING dagegen läſst auf der Seite des Schnitts auch die willkürlichen Bewegungen fortbestehen, woraus auf eine Kreuzung der motorischen und sensibeln Fasern im Rückenmark dicht über ihrem Aus- und Eintritt durch die Wurzeln zu schlieſsen wäre. Ebenso gibt EIGENBRODT an, nach Durchschneidung einer Markhälfte bei Fröschen willkürliche Bewegung und Empfindung derselben Körperseite unverändert gefunden zu haben, indem er als Beweis für die Spontaneität der Bewegungen anführt, daſs sie auch nach Durchschneidung der hinteren Wurzeln

derselben Seite, auf welcher der Markschnitt lag, sich zeigten, also keine Reflexbewegungen waren. Bei Säugetieren indessen vermiſste EIGENBRODT die willkürliche Bewegung auf der Schnittseite. KOELLIKER[1] fand bei Kaninchen nach halbseitiger Durchschneidung Fortbestehen der Empfindung auf der Seite des Schnitts, motorische Lähmung unvollständig auf beiden Seiten, beträchtlicher aber auf der Seite des Schnitts. VOLKMANN[2] dagegen fand konstant vollkommene motorische Paralyse immer nur auf der Seite der Durchschneidung. Nach VOLKMANN fände daher gar keine Kreuzung der motorischen Leitungsbahnen innerhalb des Rückenmarks statt, während KOELLIKER die Resultate seiner physiologischen Versuche in Einklang mit seiner anatomischen Ansicht bringt, die unvollkommene Lähmung beider Seiten dadurch erklärt, daſs ein Teil der motorischen Fasern sich bereits im Mark innerhalb der vorderen weiſsen Kommissur kreuzt, ein andrer in den Seitensträngen verlaufender Teil dagegen erst im verlängerten Mark an der Kreuzungsstelle der Pyramiden. Endlich hat BROWN-SÉQUARD[3], freilich, wie es scheint, unbekannt mit den Arbeiten und Ansichten der eben genannten deutschen Autoren, eine umfassende Experimentaluntersuchung über die in Rede stehende Frage nebst sorgfältiger Analyse einer groſsen Anzahl pathologischer Fälle geliefert. Er fand, daſs nach vollständiger querer Durchschneidung einer Rückenmarkshälfte in der Höhe des 10. Rückenwirbels, oder nach Ausschneidung eines ganzen Stücks dieser Hälfte konstant die Sensibilität in der hinteren Extremität der gegenüberliegenden Körperseite beträchtlich vermindert oder vollständig aufgehoben war, während sie sich auf der Seite des Schnitts sogar beträchtlich erhöht zeigte. War die Seitenhälfte nicht vollständig zerschnitten, so zeigte sich je nach der Gröſse des unverletzt gebliebenen zentralen Teils entweder nur eine unvollkommene Anästhesie, oder normale, selbst erhöhte Empfindlichkeit der Extremität der entgegengesetzten Seite. Wurde der Schnitt in der Höhe des zweiten oder dritten Halswirbels geführt, so zeigte sich die sensible Lähmung auf der ganzen gegenüberliegenden Körperhälfte; wurden dann die sensibeln Nerven, welche beiderseits zum Ohr gehen, bloſsgelegt, so zeigte sich der auf der Schnittseite befindliche mehr als normal empfindlich, der gegenüberliegende unempfindlich, oder nur sehr schwach reagierend. Wurde die eine Hälfte in der Gegend des 10. Rückenwirbels, die andre am Nacken durchschnitten, so zeigten sich beide hintere Extremitäten unempfindlich, die Vorderextremität auf der Seite des oberen Schnitts überempfindlich. Wurde der Abschnitt des Rückenmarks, von

---

[1] KOELLIKER, *Mikrosk. Anat.* Bd. II. 1. Abth. p. 459.

[2] VOLKMANN, WAGNERS *Handwrtbch.*, a. a. O. p. 552.

[3] BROWN-SÉQUARD, *Compt. rend.* 1850. p. 700, 1855 p. 118; *Gaz. médic.* 1855, No. 31 u. 36; *Recherch. expér. sur la transmiss. croisée des impress. sensit.* Paris 1855, u. *Exper. and clinic. researches on the physiol. and pathol. of the spinal cord.* Richmond 1855; *Journ. de la physiol.* 1858. T. I. p. 176, 1859. T. II. p. 65; *Arch. de physiol.* 1868. p. 610 u. 716, 1869. p. 236 u. 693.

welchem die Nerven der Hinterextremitäten entspringen, der Länge nach in der Medianebene durchschnitten, so dafs beide Seitenhälften vollständig voneinander getrennt waren, so war die Sensibilität in beiden Extremitäten vollständig aufgehoben, obwohl die willkürliche Bewegung in ihnen erhalten blieb. Dasselbe Verhalten der Sensibilität wies Brown-Séquard in einer Anzahl pathologischer Fälle bei Menschen, in welchen sich eine halbseitige krankhafte Veränderung des Rückenmarks fand, nach; wir haben keinen Raum diese Fälle zu beschreiben, und bemerken nur, dafs freilich nicht alle sprechende Beweise sind, da bei manchen eine sorgfältige Prüfung des Verhaltens der Sensibilität im Leben oder eine genaue Untersuchung des Marks nach dem Tode zu vermissen ist. Brown-Séquard schliefst aus seinen Experimenten und den pathologischen Beobachtungen, dafs alle sensibeln Fasern oder wenigstens beinahe alle innerhalb des Rückenmarks sich kreuzen; aus den Resultaten, welche die Untersuchung der Empfindlichkeit der hinteren Wurzeln beider Seiten unterhalb des Schnitts ergab, folgert er weiter, das die Kreuzung in der Nähe des Eintritts der Fasern ins Mark geschieht, zum Teil oberhalb, zum Teil vielleicht unterhalb der betreffenden Wurzel. Letzteres ging schon mit Notwendigkeit aus der Existenz rückläufiger sensibler Fasern im Mark, wie sie Brown-Séquard annimmt, hervor. Was nun zweitens die motorischen Fasern betrifft, so kam Brown-Séquard zu dem Schlufs, dafs dieselben beim Menschen wenigstens gar nicht, bei Tieren wahrscheinlich zu einem sehr kleinen Teil, innerhalb des Rückenmarks sich kreuzen, sondern ihre Kreuzung sämtlich in dem unteren Teil der *medulla oblongata*, nicht aber höher oben, wie von einigen angenommen wird (in der Brücke oder den Hirnschenkeln oder den Vierhügeln), vollbringen. Halbseitige Durchschneidung des Marks war bei Tieren von motorischer Lähmung derselben Seite, wenn auch nicht immer vollkommener, gefolgt. Krankhafte Veränderung einer Rückenmarkshälfte bei dem Menschen bedingt vollkommene motorische Paralyse derselben Seite; ist die Affektion in dem verlängerten Mark oder den darüber befindlichen oben genannten Zentralteilen gelegen, so zeigt sich je nach dem Sitz des Übels an oder über der bezeichneten Kreuzungsstelle motorische Lähmung beider Körperhälften oder der entgegengesetzten Seite.

Man sollte kaum erwarten, solche bestimmte Angaben, wie diejenigen Brown-Séquards, in Zweifel gezogen zu finden, umsoweniger, als für sie nicht nur die histologische Erfahrung, sondern auch experimental-physiologische Ermittelungen andrer Forscher[1] einigermafsen gutsprechen. Nichtsdestoweniger ist dies in ausgedehntestem Mafse namentlich durch Schiff geschehen, und wir würden deshalb

---

[1] Vgl. dieses Lehrb. p. 37, u. Ott, *The Journ. of physiol.* 1879/80. Vol. II. p. 443. — Ferrier, *Brain, A Journal of Neurology.* 1884. Vol. VII.

kaum in der Lage sein uns nach irgend einer Richtung hin entscheiden zu können, wenn uns nicht LUDWIG in den Arbeiten seiner Schüler MIESCHER und NAWROCKI[1] mit unschwer zu bestätigenden Thatsachen bekannt gemacht hätte, welche wesentliche Punkte der Lehre BROWN-SÉQUARDS in unzweideutiger Weise unterstützen. Die formvollendeten Versuche der letztgenannten Beobachter beweisen aber fraglos, daſs die hinteren Wurzelfasern des *plexus lumbalis* bei Kaninchen bald nach ihrem Eintritt in das Mark allerdings keiner totalen, wie BROWN-SÉQUARD will, jedenfalls aber einer sehr ausgiebigen Kreuzung unterworfen sind. Darin freilich widersprechen MIESCHER und NAWROCKI, und zwar mit Recht, sowohl den Angaben BROWN-SÉQUARDS als auch denjenigen SCHIFFS, daſs sie die Fortsetzung der gekreuzten hinteren Wurzeln nicht in das Markgrau, sondern mit TUERCK, CHAUVEAU und HOHN[2] in die weiſsen Seitenstränge verlegen. Denn nicht die halbseitige Durchschneidung des gesamten Marks, sondern nur diejenige der weiſsen Seitenstränge ist erforderlich, um den sensibeln Nervenstämmen des auf der nicht operierten Seite austretenden *plexus lumbalis* in sehr ausgedehntem Maſsstabe, keineswegs aber ganz, die Fähigkeit zu rauben, in erregtem Zustande gewisse bei unversehrtem Marke regelmäſsig eintretende und ihrer Gröſse nach meſsbare Reflexwirkungen (Blutdrucksteigerung infolge von Arterienkontraktion) auszulösen. Kann demnach als festgestellt angesehen werden, daſs die Kreuzung der zentripetalen Leitungsbahnen bereits in der *medulla spinalis* beginnt und daselbst sogar ziemlich hochgradig ausfällt, so gilt das gerade Gegenteil hinsichtlich der zentrifugalen. Für diese ergeben die älteren Versuche v. BEZOLDS, HOHNS und v. KEMPENS sowie diejenigen WOROSCHILOFFS[3] in prinzipieller Übereinstimmung mit BROWN-SÉQUARD, daſs sie auf der ihrer Austrittsstelle entsprechenden Markseite verharren, also innerhalb der *medulla spinalis* ungekreuzt verlaufen. Nach halbseitiger Durchtrennung der letzteren hat man demnach in den unterhalb der Operationsstelle gelegenen Körperregionen eine vollständige Motilitätslähmung auf der operierten Seite (gleichseitige Motilitätsparalyse, gleichseitige Akinesie), dagegen eine unvollständige Sensibilitätslähmung auf der nicht operierten Seite (gekreuzte Anästhesie) zu erwarten. Auſserdem scheint aber auch mit Hinblick auf die Erfahrungen von VULPIAN und von WEISS[4] gekreuzte Akinesie freilich nur in geringem Grade zu bestehen, wie es dem anatomischen Bau der vorderen weiſsen Kommissur des

---

[1] MIESCHER, *Arb. aus d. Physiol. Anst. zu Leipzig.* 1870. p. 172. — NAWROCKI, ebenda. 1871. p. 89.

[2] TUERCK, *Wiener Stzber.* Math.-natw. Cl. 2. Abth. Bd. VI. p. 427. — A. CHAUVEAU, *Compt. rend.* 1857. T. XLIV. p. 186. — HORN, *Einige Versuche üb. den Faserverlauf im Rückenmark.* Würzburg 1858.

[3] v. BEZOLD, *Ztschr. f. wiss. Zool.* 1860. Bd. XI. p. 307. — HOHN, WOROSCHILOFF, a. a. O. — v. KEMPEN, *Bullet. de l'Acad. royale de méd. d. Belg.* 1859. T. II.

[4] VULPIAN, *Leçons sur la physiol. générale et comparée du système nerveux.* Paris 1866. — N. WEISS, *Wiener Stzber.* Math.-natw. Cl. III. Abth. 1879. Bd. LXXX. p. 340.

Rückenmarks übrigens ganz wohl entsprechen würde. Die zum Teil sehr abweichenden Vorstellungen, welche SCHIFF bezüglich des Verlaufs der motorischen und sensibeln Fasern im Rückenmarke vertritt, können hier füglich übergangen werden, insofern sie mehr oder weniger auf der von uns als unhaltbar bezeichneten Annahme ästhesodischer und kinesodischer Substanzen in der Medulla fufsen. Anders liegt die Sache hinsichtlich der Zweifel, welche SCHIFF über die von BROWN-SÉQUARD und der Mehrzahl der Physiologen der Pyramidenkreuzung vindizierte Bedeutung angeregt hat. Ist die anatomische Anschauung, welche in den Pyramiden die unmittelbare Fortsetzung der gekreuzten Seitenstränge erblickt, richtig, und hieran ist nach FLECHSIGS Untersuchungen kaum zu zweifeln, so mufs die Durchschneidung jeder Pyramide für sich gekreuzte, die Durchschneidung beider doppelseitige Akinesie bedingen. Denn nach WOROSCHILOFF sind, wie wir gesehen haben, gerade in den Seitensträngen die Hirnbahnen der motorischen Nerven enthalten. Auffälligerweise übt nun aber nach SCHIFF die isolierte Trennung der Pyramiden bei Tieren keinen störenden Einflufs auf die willkürliche Bewegung des Rumpfes und der Extremitäten aus[1]; wir wären somit nicht im entferntesten berechtigt, die Pyramidenkreuzung als anatomischen Ausdruck der notorisch vorhandenen Kreuzung der Bewegungsnerven anzusehen.

Ob spätere Forscher diesen Befund SCHIFFS bestätigen werden, mufs dahingestellt bleiben. Klinische Beobachtungen, nach welchen bei Erkrankungen der Zentralorgane des Nervensystems mehr oder weniger vollständige Entartung der Pyramiden ohne merkliche Störung der willkürlichen Motilität bestehen kann, sind geeignet denselben zu unterstützen. Nichtsdestoweniger bleibt die Erledigung dieses fraglichen Punkts durch das physiologische Experiment abzuwarten.

§ 138.

Die reflektorische Thätigkeit des Rückenmarks.[2] Alles was wir bisher über das Rückenmark erfahren haben, hat nur dazu gedient die Art und Weise zu erläutern, auf welche dasselbe die zwischen Gehirn und peripherischem Nervensystem erforderliche

---

[1] SCHIFF, *Lehrb. d. Physiol.* p. 306.

[2] PROCHASKA, *Opera minora.* T. II. — MARSHALL HALL, *Philosoph. Transact.* 1833. p. 635; *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1834. p. 374; *Roy. Soc. Proc.* III. 1837. p. 463; *Memoirs on some principles of pathology in the nerv. syst., Med. chir. Soc. Transact.* XXII. 1839. p. 191, XXIII. 1840. p. 121. u. XXIV. 1841. p. 83. — KUERSCHNER, M. HALLS *Abhdl. üb. d. Nervensyst.*, in d. Deutsche übers. nebst Nachtr. u. Ergänz. zu der Uebers. von M. HALLS *Abhdl.* Marburg 1840. — J. MUELLER, *Handb. d. Physiol.* 4. Aufl. Coblenz 1844. Bd. I. p. 608. — VOLKMANN, *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1838. — R. WAGNERS *Handwrtbch.* Bd. I. p. 563, u. Bd. II. p. 542. — VALENTIN, *De funct. nervorum.* Bern 1839. — ARNOLD, *Die Lehre von den Reflexfunctionen.* Heidelberg 1842. — GRAINGER, *Observ. on the struct. and funct. of the spinal cord.* London 1837. — SPIESS, *Physiol. d. Nervensyst.* Braunschweig 1844. — ED. WEBER, R. WAGNERS *Handwrtbch.* Bd. III. Abth. 2. p. 16. Art. *Muskelbewegung.* — R. WAGNER, *Neurologische Unters.* p. 167, 173 u. 187. — ED. PFLUEGER, *Die sensorische Function d. Rückenmarks d. Wirbelthiere nebst einer neuen Lehre üb. d. Leitungsgesetze d. Reflexionen.* Berlin 1853. — SCHIFF, *Lehrb. d. Physiol.* Lahr 1858—59. p. 195. — PFLUEGER, PFLUEGERS *Arch.* 1877. Bd. XV. p 61 u. 150. — GOLTZ, *Beiträge zur Lehre von den Functionen der Nervencentren des Frosches.* Berlin 1869.

Vermittelung als Leitungsapparat übernimmt, und vindiziert dem fraglichen Zentralorgan keine andern Leistungen, als wie sie auch von jedem beliebigen Nervenstamme zu erwarten gewesen wären. Vor dem letzteren ausgezeichnet und eben dadurch als Zentralorgan charakterisiert besitzt das Rückenmark indessen auch die Fähigkeit den Thätigkeitszustand einer Nervenfaser auf eine andre ruhende zu übertragen. Da hierbei der nervöse Prozeſs notwendig andre Bahnen einschlagen muſs, von seinem ursprünglichen Wege demnach abgelenkt wird, so hat man alle hierher gehörigen Erscheinungen unter einem bildlichen der Optik entlehnten Ausdruck als Reflexerscheinungen zusammengefaſst. Ebenso wie eine Spiegelfläche verwandt werden kann, die Richtung eines gegebenen Lichtstrahls beliebig zu ändern, ebenso vermag das Rückenmark und überhaupt jedes Zentralorgan die ihm auf bestimmten Nervenbahnen zugeführten Impulse andern zu übermitteln, d. i. gleichsam zu reflektieren. Man hat je nach den physiologischen Leistungen der primär und der sekundär erregten Nervenfasern vier Arten von Reflexerscheinungen statuiert: die Übertragung der Thätigkeit einer sensiblen, zentripetalleitenden Faser auf eine motorische, zentrifugalleitende führt zur Reflexbewegung; die Mitteilung der Thätigkeit einer motorischen Faser an eine sensible soll die Reflexempfindung, die Übertragung der Thätigkeit von motorischen auf motorische, von sensibeln auf sensibeln Fasern die Mitbewegung und die Mitempfindung bedingen. Nur die erste der genannten vier Arten, die Reflexbewegungen, können als zweifellos konstatierte Reflexerscheinungen betrachtet werden; die als Reflexempfindungen, Mitbewegungen und Mitempfindungen gedeuteten Erscheinungen sind teils nicht mit hinlänglicher Sicherheit beobachtet, teils in ihrer Deutung als Folgen der Thätigkeitsübertragung von Faser auf Faser mehr als fraglich.

Sicher erwiesen ist nur der Übergang der Thätigkeit einer an der Peripherie gereizten sensiblen Faser innerhalb des Rückenmarks (oder Gehirns) auf eine motorische Faser; tausendfache Erscheinungen sind mit Bestimmtheit auf diesen Vorgang zurückzuführen. Dagegen müssen schon *a priori* die andern hypothetischen Übertragungsvorgänge Zweifel gegen ihre Existenz und ihre Möglichkeit erwecken, oder wenigstens müssen wir von vornherein wichtige Unterschiede dieser Vorgänge von dem der Reflexbewegung zu Grunde liegenden statuieren. Bei den Reflexempfindungen müſsten wir einen zentripetal fortgepflanzten Thätigkeitsvorgang in einer motorischen Faser voraussetzen, welcher dann in deren zentralem Ende, wenigstens ihrem nächsten Ende im Rückenmark, auf eine sensible Faser übertragen würde. Ein solcher ist aber weder erwiesen, noch wahrscheinlich, da die fraglichen Erscheinungen eintreten, während ein zentrifugaler Leitungsvorgang die motorische Faser durchläuft und den betreffenden Muskel zur Zuckung bringt. Denkbar wäre nur, daſs von der Ursprungszelle einer motorischen Faser aus gleichzeitig mit der Erregung der letzteren durch einen andren Ausläufer der Zelle eine Erregung nach einem Empfindungsherd geleitet würde; dann fiele aber der Begriff der Reflexerscheinung weg. Eine Mitempfindung lieſse sich so erklären, daſs der im zentralen Ende einer Empfindungsfaser anlangende Thätigkeitsprozeſs von dort aus

andern Empfindungsapparaten zugeleitet würde. Wie aber eine Mitbewegung als Reflexerscheinung gedacht werden soll, ist nicht einzusehen; es kann eine solche auch nur durch gleichzeitige Erregung mehrerer Fasern, nicht aber durch Übertragung von motorischer zu motorischer Faser zustande kommen. Freilich gibt es eine Annahme, bei welcher sich die Sache ganz anders gestaltet, und auch die Reflexempfindungen, Mitempfindungen und Mitbewegungen als auf Übertragung beruhend sich denken lassen, die Annahme der Querleitung, d. h. der Abgabe der Thätigkeit einer Faser an eine andre, mit welcher sie im Verlauf in Berührung kommt, durch die Scheide hindurch. Dann läfst sich denken, dafs z. B. die zentrifugal fortschreitende Thätigkeit einer motorischen Faser irgendwo innerhalb des Hirns oder Rückenmarks an eine vorbeilaufende sensible Faser übergeht und in dieser zu einem Empfindungsapparat gelangt, noch leichter lassen sich dann Mitempfindungen und Mitbewegungen erklären, da ja sensible und motorische Fasern in den Zentralorganen zu Strängen zusammengeordnet in inniger Berührung nebeneinander einherziehen. Die Annahme der Querleitung ist aber unsers Erachtens vollkommen unstatthaft, wir haben sie bereits mehrfach in der allgemeinen Nervenphysiologie bekämpft und werden bei den hier zu erörternden Reflexbewegungen ihre Unhaltbarkeit weiter zu begründen suchen.

Unter Reflexbewegungen versteht man alle diejenigen Bewegungen, welche durch die Erregung von Empfindungsnerven ohne Zuthun des Willens hervorgerufen werden. Wir wollen zunächst die Erscheinungen selbst und die Bedingungen ins Auge fassen und uns sodann zu der Theorie derselben wenden.

Bekannte Beispiele von Reflexbewegungen sind: das Niesen auf Kitzel der sensibeln Nerven der Nasenschleimhaut, das Husten auf Reizung der Kehlkopfschleimhaut, die Bewegungen der Armmuskeln bei leiser Berührung der Achselhöhle, oder der Beinmuskeln bei Kitzeln auf der Fufssohle. Eine Menge hierher gehöriger Erscheinungen sind bereits in den früheren Kapiteln abgehandelt worden; wir erinnern an die Bewegung der Iris auf Reizung des Opticus, die Kontraktion des Hammermuskels auf Reizung des Acusticus durch intensive Schallbewegung, die peristaltischen Bewegungen der Schlundmuskeln bei mechanischer Erregung der Rachenschleimhaut durch Bissen oder Flüssigkeiten u. s. w.; eine grofse Anzahl andrer werden noch zerstreut in späteren Kapiteln zur Sprache kommen. Jeder Laie weifs, dafs Niesen und Husten z. B. keine willkürlichen Bewegungen der Exspirationsmuskeln sind, dafs sogar der Wille ihr Zustandekommen auf die genannten Reize schwer oder gar nicht zu hemmen vermag. Kitzel führt auch bei Schlafenden zu denselben Bewegungen wie bei Wachenden; ebenso treten im Schlafe die Schluckbewegungen bei Andrängen des gesammelten Speichels ein. Während wir an uns selbst leicht die Unwillkürlichkeit gewisser auf Reizung sensibler Nerven eintretenden Bewegungen konstatieren können, fällt es bei Experimenten an Tieren oft schwer, die wahren Reflexbewegungen von willkürlichen, auf bewufste Empfindungen erfolgenden Bewegungen und von solchen, welche auf direkter Reizung motorischer Nerven beruhen, zu

unterscheiden. Die Geschichte der Nervenphysiologie lehrt, wie oft man insbesondere bei der Experimentalprüfung der Leistungen der Nervencentra nach beiden Seiten hin gesündigt, teils ohne Beweise für gewisse Bewegungen den Willen als Autor ausgegeben, teils zweifelhafte und selbst entschieden willkürliche Bewegungen zu den Reflexbewegungen gezählt hat. Mit vollkommener Sicherheit können wir nur dann eine auf sensible Eindrücke erfolgende Bewegung als reflektorische bezeichnen und einer seelischen, d. h. einer willkürlichen im unmittelbaren Gefolge einer bewufsten Empfindung auftretenden Reaktionsbewegung entgegensetzen, wenn wir den Willenseinflufs gänzlich eliminiert haben. Hierzu stehen uns zwei Wege offen, die Enthauptung oder Enthirnung und die Narkose. Was letzteren Weg betrifft, so beruht er darauf, dafs gewisse sogenannte narkotische Stoffe die Fähigkeit haben, wenn sie in das Blut aufgenommen, mit demselben in gewissen Mengen den Zentralorganen des Nervensystems zugeführt werden, das Empfindungsvermögen sowohl als auch den Willenseinflufs während der Dauer ihrer Einwirkung zu schwächen oder gänzlich aufzuheben. Mit andern Worten, die in Rede stehenden Stoffe, von denen wir als Repräsentanten Opium, Äther, Chloroform nennen, bringen eine solche Veränderung in den Elementen der Zentralorgane, und zwar höchst wahrscheinlich in den End- und Ursprungsapparaten der sensibeln und motorischen Fasern, den Ganglienzellen, hervor, dafs der Erregungszustand einer sensiblen Faser nicht mehr eine bewufste Empfindung hervorbringen, der Wille nicht mehr erregend auf die motorischen Fasern wirken kann. Das Leitungsvermögen und die Erregbarkeit der Fasern selbst werden aber durch diese Stoffe keineswegs aufgehoben; direkte elektrische, mechanische u. s. w. Reizung der motorischen Nerven bewirkt auch in der Narkose Muskelzuckung; für das unveränderte Leitungsvermögen und die fortbestehende Erregbarkeit der zentripetalleitenden Fasern liefern eben die Reflexbewegungen, welche während der Narkose sogar weit leichter eintreten, die unzweideutigsten Beweise.

Der zweite Weg den Willenseinflufs zu eliminieren, die Zerstörung oder Entfernung des Gehirns, stützt sich auf die Annahme, dafs das Gehirn das ausschliefsliche Organ der psychischen Funktionen sei, ausschliefslich im Gehirn die Thätigkeit sensibler Fasern auf die Seele wirke und diese zur bewufsten Empfindung veranlasse, ausschliefslich vom Gehirn aus die Willenskraft der Seele erregend auf die zu den Muskeln ziehenden Fasern wirken könne. Die Frage, ob diese Annahme ganz richtig und allgemein für alle Tiere gültig sei, ist eine äufserst schwierige, welche wir aber unmöglich abweisen können, und zu deren Erörterung wir diese Stelle für die passendste halten. Es versteht sich von selbst, dafs wir dabei nicht von psychologischen Axiomen ausgehen dürfen, wie dies häufig beliebt worden ist, sondern mit nüchterner Kritik auf

rein physiologischem Boden prüfen, ob der Einfluſs des Willens auf die körperliche Maschine und die Umsetzung der physischen Bewegungen in den sensibeln Nerven in bewuſste Empfindungen gänzlich aufgehoben sei, wenn das Gehirn zerstört oder durch Lostrennung vom Rückenmark von jeder Wechselwirkung mit den vom Rückenmark ihre Nerven beziehenden Körperteilen abgeschnitten ist. Halten wir uns hierbei mit strenger Konsequenz an die Thatsachen, und suchen wir uns bei ihrer Interpretation von jedem Vorurteil zu emanzipieren, so hoffen wir auch die gefährlichen Klippen dieser Diskussion umsteuern zu können und brauchen nicht zu fürchten, eines einseitigen Spiritualismus oder eines rohen Materialismus beschuldigt zu werden. Die Frage nach dem „Sitz der Seele" ist eine uralte, ein Blick auf die Geschichte lehrt, wie irrationell und unphysiologisch man bei den Versuchen, sie zu beantworten, verfahren, wie rohe Antworten man zutage gefördert hat; glücklicherweise bedarf es einer kritischen Beschauung derselben nicht mehr. Die Stellung der Frage ist jetzt eine ganz andre; kein Mensch denkt mehr daran, in einem bestimmten Winkel der Nervenmaschine für die Seele einen Thron ausfindig zu machen, von welchem aus sie ihre Befehle zu den motorischen Fasern schickt und den ankommenden Botschaften der sensibeln Fasern Audienz gibt. Wir wissen jetzt, daſs die verschiedenen Aktionen der Seele an verschiedene Teile der Maschine gebunden sind, daſs mit dem Verlust oder der Entartung einzelner Teile der Maschine bestimmte Seelenvermögen aufhören zur Erscheinung zu kommen, bei integrierendem Fortbestehen der übrigen, und sind ernstlich bemüht die Organe der einzelnen Aktionen ausfindig zu machen. Freilich sind wir hierin noch weit zurück, und die Bestrebungen, die Seelenthätigkeiten in diesem Sinne zu lokalisieren, haben zu manchen Verirrungen, vor allem zu der krassen Ausgeburt, welche unter dem Namen Phrenologie den Namen einer Wissenschaft sich anmaſste, geführt. Wissen wir aber einmal, daſs die Seele mit allen ihren Vermögen weder in der Zirbeldrüse eingezwängt ist, noch überhaupt als Ganzes in irgend einem anatomisch abgegrenzten Teile der Zentralorgane haust, sondern daſs die physischen Vorgänge, welche ihren einzelnen Thätigkeitsäuſserungen zu Grunde liegen, in diskreten Partien der grauen Substanz zu suchen sind, so erscheint uns auch die Frage, ob nicht das Grau des Rückenmarks, welches keinen einzigen wesentlichen Unterschied von demjenigen des Hirns zeigt, ebenfalls zur Vermittelung psychischer Aktionen befähigt und bestimmt sei, von vornherein durchaus berechtigt. Daſs man dieselbe so oft als überhaupt unzulässig abgewiesen hat, dünkt uns eine ebenso groſse physiologische Verirrung, wie ihre aprioristische unbedingte Bejahung. Man hat die Frage abgelehnt in der Meinung, daſs sie in ihren Konsequenzen in Widerspruch mit dem festgestellten Begriff einer immateriellen Seele gerate, hiermit aber doch nur gezeigt, wie un-

klar man sich über die Zielpunkte der physiolgischen Forschung gewesen sein muſs, um die objektive Prüfung des rein Thatsächlichen Axiomen zu opfern, welche zwar höchst logisch entwickelt sein können, immerhin jedoch auf rein spekulativer Basis ruhen.

Wir fragen also: Ist das Rückenmark nach aufgehobener Kontinuität mit dem Gehirn noch befähigt, den Einfluſs des Willens auf die von ihm abgehenden motorischen Fasern zu übertragen und anderseits die Thätigkeitszustände der eintretenden sensibeln Fasern in bewuſste Empfindungen umzusetzen? Mit andern Worten: besitzt auch das Rückenmark, wie das Hirn, seelische Funktionen? Nur wenn wir mit Bestimmtheit eine verneinende Antwort geben können, dürfen wir alle vom enthaupteten Tiere ausgeführten Bewegungen als unwillkürliche Reflexbewegungen auffassen, welche ohne Einmischung der Seele lediglich durch maschinenmäſsige Übertragung der Thätigkeit sensibler auf motorische Fasern entstehen. Eine groſse Zahl von Physiologen ist geneigt dem Rückenmark das Vermögen, bewuſste Empfindung und willkürliche Bewegung zu vermitteln, gänzlich abzusprechen. Und wirklich scheint auch eine groſse Menge pathologischer Fälle hinsichtlich des Menschen zu beweisen, daſs bei krankhafter Entartung oder Verletzung des Rückenmarks an irgend einer Stelle alle unterhalb der letzteren ihre Nerven aus dem Rückenmark beziehenden Körperteile dem Willen entzogen sind und von ihnen aus keine bewuſsten Empfindungen mehr erzeugt werden können, wohl aber Reflexbewegungen. Von den zahllosen Fällen nur einen. MARSHALL HALL[1] erzählt von einem Manne, welcher sich durch einen Fall das Rückenmark am Nacken verletzte. Infolge davon zeigten sich die untere Körperhälfte und die unteren Extremitäten ganz unempfindlich, und der Wille konnte keinen Muskel derselben zur Bewegung bringen. Trotz der vollständigen Anästhesie und einer völligen Unfähigkeit zu willkürlichen Bewegungen aber wurden die Extremitäten, wenn man sie stach oder mit kaltem Wasser besprengte, oder die Fuſssohle kitzelte, mit Heftigkeit angezogen, ohne daſs der Patient Schmerz, Kälte oder Kitzel empfand, ohne daſs ihm die auf diese Reize folgende Bewegung bewuſst war.

So entscheidend solche Beobachtungen vielen vorkommen mögen, absolut widerlegt wird durch sie das Vorhandensein von Bewuſstsein in den unteren Abschnitten des Rückenmarks keineswegs. Denn nichts von Belang kann dagegen vorgebracht werden, wenn man mit PFLUEGER die Möglichkeit eines vom Hirnbewuſstsein gesonderten Rückenmarksbewuſstseins statuieren wollte, über dessen Existenz aber selbst der Patient nichts auszusagen vermöchte, da bei ihm nur das Hirnbewuſstsein in gemeinverständlicher Weise auf Fragen zu ant-

[1] MARSHALL HALL, s. bei KUERSCHNER, a. a. O. p. 64.

worten imstande wäre. Nichts von Belang ist freilich aber auch demjenigen einzuwenden, welcher in sämtlichen vom Rückenmark aus, sei es nach Reizung sensibler Nerven sei es scheinbar spontan entstehenden Bewegungen der Körpermuskulatur reine Reflexbewegungen erblickt und in diesem Sinne sogar die komplizierten Bewegungen der Acephalen und künstlich enthirnten Neugeborenen deutet, welche schreien, alle Glieder bewegen, saugen können, ferner auch die Bewegungen enthaupteter Menschen, denen bisweilen das Gepräge bewufster Willensthätigkeit innezuwohnen scheint. Wissenschaftlich streng darzuthun, dafs eine vom Rückenmark ausgehende Aktion mit oder ohne Bewufstsein verlaufe, geht eben absolut nicht an, da ein objektives Reagens für jenes rätselhafte Etwas, das wir Seele nennen, fehlt, und es gelingt dies auch nicht, wenn wir darauf hin statt der Beobachtungen am Menschen das überaus reichliche an Tieren gesammelte Versuchsmaterial prüfend durchmustern.

Fast alle Physiologen haben recht wohl die Schwierigkeiten und Mifslichkeit empfunden, welche die unbedingte Erklärung aller Bewegungen enthaupteter Frösche z. B. als Reflexbewegungen hat; allein im festen Glauben an das Axiom der Unteilbarkeit des Sensoriums haben sie oft, um diesem nicht zu widersprechen, zu den geschraubtesten Hypothesen ihre Zuflucht nehmen müssen; nur wenige haben die Möglichkeit eines Sensoriums im Rückenmark zugestanden, eine noch geringere Zahl dessen Existenz bestimmt behauptet. In früherer Zeit ist dies von PROCHASKA, LEGALLOIS, CUVIER und selbst VOLKMANN, später mit grofser Energie von PFLUEGER geschehen. Es liegt weit aufser unsrer Sphäre, die Zulässigkeit jenes Axioms vom psychologischen Standpunkte aus zu kritisieren, zu untersuchen, ob man von einer teilbaren Seele einen Begriff sich bilden und diesen mit andern Anschauungen in Einklang bringen könne, die immaterielle Seele als solche gehört nicht vor unser Forum. Die Physiologie aber, abgesehen davon, dafs ein solches Axiom niemals Basis ihrer Untersuchungen und Theorien sein kann, mufs die Teilbarkeit der Seele statuieren, weil es keine andre Erklärung für das Faktum gibt, dafs eine grofse Anzahl niederer Tiere durch Teilung sich fortpflanzen oder durch künstliche Teilung sich vermehren lassen, und jedes aus einem Teil des Mutterkörpers hervorgehende Individuum eine Seele mit demselben Vermögen wie das Muttertier als Ganzes hat. Wenn demnach bei einer Klasse die Teilbarkeit des Sensoriums mit aller Dialektik nicht wegzuleugnen ist, so ist die Frage auch für höhere Tiere nicht allein erlaubt, sondern auch geboten; dafs sie nicht aus der Analogie allein zu entscheiden ist, versteht sich von selbst; ob zur sicheren Entscheidung überhaupt genügendes Material vorliegt, werden wir gleich sehen. Betrachten wir die Thatsachen selbst, die einzigen Richter in der vorliegenden Frage, welche die Physiologie als kompetent betrachten darf.

Enthaupten wir einen Frosch, so lassen sich an demselben eine Menge verschiedenartiger Erscheinungen beobachten, von denen wir eine Anzahl zur Kritik brauchbarer auswählen. Meist bleibt das Tier nach der Operation einige Minuten regungslos mit geradeausgestreckten Extremitäten liegen. Nach einiger Zeit scheint eine allmähliche Erholung aus der Betäubung einzutreten; ohne daſs sich irgend eine Einwirkung von auſsen nachweisen läſst, beginnt der Frosch die Schenkel an den Leib anzuziehen und sich in sitzender Stellung aufzurichten. Streckt man die Schenkel aus, so zieht er sie regelmäſsig wieder an. Das Anziehen erfolgt auch, wenn man den Frosch schwebend in der Luft hält, und erst bei vollständiger Ermüdung der Muskeln sinken die Extremitäten schlaff herab. Ist die *medulla oblongata* mit dem Rückenmark in Verbindung geblieben, so treten kompliziertere Bewegungen ein, die Frösche hüpfen nach der Erholung fort, richten sich wieder auf, wenn man sie auf den Rücken legt, schwimmen regelmäſsig und kraftvoll (VOLKMANN). Reizt man Rumpf oder Extremitäten des enthaupteten Tieres mechanisch oder mit ätzenden Stoffen (Essigsäure), so treten je nach der Intensität des Reizes, dem Ort der Applikation, der Reizbarkeit des Individuums sehr verschiedenartige Bewegungen ein, über welche im allgemeinen folgendes zu sagen ist. Die Bewegungen haben fast sämtlich den Anschein der Zweckmäſsigkeit, insofern sie als die passendsten Mittel zur Abwehr des betreffenden Reizes sich zeigen. Kneipt man die Haut einer Extremität, so zieht der Frosch letztere zurück, oder stemmt sie gegen die Pinzette, oder hüpft bei erhaltener *medulla oblongata* fort. Betupft man eine Hautstelle mit Essigsäure, so reibt er sie mit der nächstliegenden und dem Reizorte am bequemsten zu applizierenden Extremität ab. Kneipt man die Kloakengegend, so bedient er sich meist beider Hinterextremitäten, um das Instrument wegzustoſsen u. s. w. Auf gleichen Reiz an gleicher Stelle sehen wir allerdings in der Mehrzahl der Fälle mit groſser Regelmäſsigkeit dieselbe Bewegung eintreten; allein bei häufiger Wiederholung der Versuche stöſst man auf zahlreiche Ausnahmen, nicht allein bei verschiedenen Individuen, sondern auch bei demselben Individuum. So erfolgt das Abreiben der Essigsäure, mit welcher man die Haut einer Hinterextremität betupft hat, meist mit dem Fuſs derselben Seite, zuweilen aber auch mit dem der andren Seite. Kneipen einer Extremität bewirkt bald Einziehen, bald kraftvolles Ausstrecken derselben, oder auch Reiben der geknippenen Hautpartie. Ähnlich wie die Frösche verhalten sich enthauptete Erdsalamander und Eidechsen, bei verschont gebliebener *medulla oblongata* erfolgen nach Reizungen ihrer Körperoberfläche oder der entblöſsten Markquerschnitte und auch ohne solche unverkennbare Schreitbewegungen. Unter den gleichen Umständen treten bei Aalen oder Schlangen Kriechbewegungen auf, nach REDI[1] sollen die letzteren bei Schild-

[1] REDI, *De animalculis vivis*. Amstelodami 1708. p. 208.

kröten noch monatelang nach der Enthauptung[1] fortbestehen; ihres Groſshirns beraubte Vögel fliegen, wenn man sie in die Luft wirft. VOLKMANN beschreibt auch bei Säugetieren ähnliche teils scheinbar spontane Bewegungen, teils zweckmäſsige Reaktionsbewegungen auf sensible Reize; er sah junge Hunde nach Entfernung des groſsen und kleinen Hirns mit den Vorderpfoten gegen seine Hand sich stemmen, wenn er die Ohren knipp, junge Katzen die Halswunde nach der Enthauptung reiben, neugeborene Hunde in ihren unruhigen Bewegungen und mit Winseln auch nach der Enthirnung fortfahren.

Bei der Beurteilung dieser Thatsachen vom Standpunkte der uns gegenwärtig beschäftigenden Frage hat man stets im Gedächtnis zu behalten, daſs wir nur über ganz subjektive Mittel verfügen, wenn wir bestimmen wollen, ob irgend ein Bewegungsvorgang eines lebenden Geschöpfes als Ausfluſs seelischer Thätigkeit aufzufassen ist oder nicht, und ferner, daſs die Natur des zunächst in uns selbst nur sicher wahrgenommenen bewegenden Prinzips der Seele jedem wissenschaftlichen Erkennen entzogen ist. Die Fähigkeit sich gewisser Veränderungen der Körpermaterie bewuſst zu werden, d. i. zu empfinden, und die Fähigkeit gewisse Veränderungen derselben durch Entfaltung einer sich allein unserm Bewuſstsein unmittelbar offenbarenden Kraft des Willens scheinbar selbständig hervorrufen zu können, d. i. willkürlich zu handeln, dürfen wir mit absoluter Gewiſsheit allen normalen Menschen auſser uns zuerkennen, weil wir in der Lage sind, uns und andre über die als seelisch bezeichneten Vorgänge durch das gemeinsame Verkehrsmittel der Sprache zu unterrichten. Fehlt letzteres aber, so sind wir gezwungen, die Gegenwart seelischen Vermögens aus der Identität zu erschlieſsen, welche zwischen dem Verhalten des fraglichen lebenden Wesens und unserm eignen zutage tritt, sobald bestimmte äuſsere Umstände herbeigeführt werden, welche geeignet sind eine Reaktion des lebenden Organismus in Form äuſserlich sichtbarer Bewegungserscheinungen zu veranlassen. Es wird uns freilich kaum einfallen zu bezweifeln, daſs das Gehen und Stehen eines beliebigen stummen Menschen, sein Lächeln beim Anhören einer heiteren Erzählung, der schmerzliche Ausdruck seines Gesichts bei irgendwelchen verletzenden Eingriffen Ausflüsse bewuſster Willensaktion und bewuſsten Empfindens sind. Aber wenn wir nachzudenken beginnen, auf welche Gründe sich diese Annahme stützt, so findet sich bald, daſs keinem derselben eine objektive Natur innewohnt, keinem eine sinnlich demonstrierbare Gestalt verliehen werden kann. In unsrer subjektiven Erfahrung erscheint uns der Wille als eine unabhängig von allen äuſseren Bewegungsursachen gleichsam autochthon in uns auftretende Kraft. Wir sind daher geneigt als hervorragendes Merkmal einer durch den Willen erzeugten Bewegung

---

[1] Beobachtungen jüngeren Datums über Schreitbewegungen enthirnter Tiere s. bei FANO, *Sul nodo deambulatorio bulbare.* Genova 1885. *Estratto dal Giornale La Salute (Italia medica).* Fasc. III.

die Spontaneität derselben zu betonen. Wiederum aus subjektiver Erfahrung wissen wir, daſs den durch den Willen ausgelösten Bewegungen stets ein bestimmter Zweck zugrunde liegt. Es begreift sich daher leicht, wie man dazu gekommen ist, die Zweckmäſsigkeit einer Bewegung als Kriterium für das Gewolltsein derselben zu verwerten. So sicher nun aber jedes mit Bewuſstsein begabte lebende Wesen zu beurteilen imstande sein wird, ob eine von ihm ausgeführte Bewegung aus einem Willensimpuls hervorgegangen und mit Rücksicht auf einen bestimmten äuſseren Zweck angelegt gewesen ist oder nicht, so unmöglich erscheint es bei näherer Betrachtung, eine gleiche Gewiſsheit zu erlangen, wenn es sich darum handelt, zu entscheiden, welche Ursachen die Bewegungen eines fremden Individuums veranlaſsten, wenn nur aus der äuſseren Form der Bewegung und ihrem eventuellen Effekt auf die Natur ihrer ursächlichen Bedingungen geschlossen werden soll. Denn weder kennen wir überhaupt alle Ursachen, welche durch Nervenvermittelung Muskelbewegungen auszulösen vermögen, und befinden uns daher gar nicht in der Lage, zu entscheiden, ob der Wille oder nicht vielleicht irgend eine andre uns vorderhand noch unbekannte Ursache bei der Erzeugung von Bewegungen im Spiele war, die, wie z. B. das Anziehen der Beine und das sich Aufrichten enthirnter Frösche, auf uns den Eindruck der Spontaneität, d. i. der Unabhängigkeit von den uns bekannten äuſseren Erregungsursachen, machen, noch braucht irgendeine zur Erreichung eines bestimmten Zwecks auſserordentlich geeignete Muskelaktion darum notwendig auf den Einfluſs einer mit bewuſster Absicht waltenden Seele zu deuten, weil sie jenem Zwecke angepaſst ist. Auch ein reiner Reflexmechanismus, dessen Abwickelung von keiner Seelenaktion beeinfluſst wird (wir erinnern hier nur an die Reflexmechanismen des Niesens, Hustens, der Pupillenbewegung), kann so eingerichtet sein, daſs wir seine Thätigkeitsäuſserung zweckmäſsig nennen müssen. Alle Mechanismen des tierischen Körpers sind zweckmäſsig. Es läſst sich denken, daſs jede sensible Faser im Rückenmark in der Weise mit einem bestimmten System motorischer Fasern in unmittelbarer Verbindung steht, daſs ihre Erregung, auf letzere übertragen, ein bestimmtes zusammengehöriges Muskelsystem in Kontraktion versetzt, und dieses System dasselbe ist, welches auch der Wille zur Erreichung eines durch Art und Lokalität des Reizes bestimmten Zwecks auswählen würde. Die mechanische Verbindung solcher Systeme motorischer Fasern würde es dann auch dem Willen sehr erleichtern, vom Hirn aus durch eine einzige Leitfaser ein ganzes zusammengehöriges System zu erregen, wie wir schon oben andeuteten. Übrigens fehlt es auch nicht an Beobachtungen von Bewegungen, bei welchen sich eine Zweckmäſsigkeit nicht auffinden läſst, es vielmehr den Anschein hat, als ob ein empfindendes Tier ganz andre Mittel wählen würde; die zweckmäſsigen Bewegungen aber für bewuſste willkürliche zu

erklären, die unzweckmäſsigen ohne weiteres den Reflexbewegungen beizuzählen, wäre sicher eine unverzeihliche Willkür. Liegt nun aber einerseits weder in der vermeintlichen Spontaneität noch in der Zweckmäſsigkeit der Bewegungen Enthaupteter irgendwelches entscheidende Merkmal für das Eingreifen einer seelischen Kraft, so ist anderseits auch bisher nicht das geringste hinsichtlich der Natur der Reize zu ermitteln gewesen, welche auſser dem Willen die unter dem Schein der Spontaneität ablaufenden Bewegungen enthirnter Tiere etwa hervorgerufen haben könnten, oder zu erklären möglich gewesen, auf welche Art eine Reflexbewegung ihren Charakter der Zweckmäſsigkeit erhalten haben könne. Wir wissen absolut nichts über die Beschaffenheit des Nervenreizes auszusagen, welcher den seines Hirns beraubten Frosch dazu treibt die Hinterbeine anzuziehen und sich auf den Vorderbeinen emporzurichten. Beides erfolgt auch dann noch, wenn man das enthirnte Tier mit gröſster Sorgfalt vor jeder Erschütterung und durch Bedecken mit Glasglocken vor Luftzug oder Verdunstung der freigelegten Markoberfläche, in welchen Umständen manche die verborgenen objektiven Reize vermutet haben, schützt. Volkmann überzeugte sich, daſs das Aufrichten der Frösche selbst dann noch stattfindet, wenn man die ganze Haut und somit dasjenige Organ entfernt hat, von welchem aus Reizungen sensibler Nerven am leichtesten Reflexbewegungen auslösen. Pflueger sah die fragliche Bewegung auch dann noch eintreten, wenn Brennen der Muskeln des enthäuteten Tieres absolut gar keine Reaktion desselben hervorrief. Der Druck der Unterlage, auf welcher der Frosch ruht, gegen die Schenkel kann ebenfalls nicht der Grund der Bewegung sein, da dieselbe nicht ausbleibt, wenn man das Tier frei schwebend in der Luft hält. Was endlich die Zweckmäſsigkeit der Reflexbewegungen anbetrifft, so ist sie zunächst eine als solche anzuerkennende Thatsache, ihrer Entstehung nach aber bis jetzt so unbegreiflich, wie die Entstehung des Lebens überhaupt, und auch dann noch unbegreiflich, wenn man in ihr den Ausdruck einer zwischen allem Existierenden gesetzten prästabilierten Harmonie im Sinne von Leibniz erblicken will, oder sie als hervorgegangen aus einem göttlichen Schöpfungsakt zu betrachten geneigt ist, oder auch sich mit Lotze[1] denken will, daſs die der lebenden Materie beigegebene Seele unter dem Einfluſs der zum Bewuſstsein gelangten Einwirkungen äuſserer Reize aus dem lebenden Stoff selbstschöpferisch die in vollendetem Zustande auch ohne Zuthun der Seele zweckmäſsig arbeitenden anatomischen Mechanismen hervorbringt.

Das Scheitern aller Versuche, eine nur subjektiv empfundene Kraft objektiv darzustellen, ist im Grunde genommen selbstverständlich. Nichtsdestoweniger hat man sich mit den bisher mitgeteilten Erfahrungen nicht begnügen wollen, sondern sich vielmehr bemüht,

---

[1] Lotze, *Götting. gelehrte Anzeigen.* 1853. Stück 174—177. p. 1748 u. 1759.

neue, immer jedoch, wie auch nicht anders möglich, der subjektiven Erfahrung entlehnte Erscheinungsweisen psychischer Thätigkeit hervorzusuchen, um vielleicht dennoch einen Weg zum objektiven Nachweis derselben auszumitteln. Prüfen wir diese Bestrebungen indessen näher, so findet sich, daſs sie im Prinzip den im vorstehenden erörterten völlig gleichen. Nur durch die gröſsere Kompliziertheit der in Betracht gezogenen Bewegungsvorgänge von den bisher zur Sprache gekommenen unterschieden, haben sie ihren eigentlichen Zielpunkt ebenfalls nur in dem Nachweise von Spontaneität oder von Zweckmäſsigkeit. Von der Thatsache ausgehend, daſs es vielfach in unserm Belieben steht, unserm Handeln bei gleichen äuſseren Anlässen bald diese, bald jene Form zu erteilen, und daſs es ferner uns regelmäſsig möglich ist, dasselbe veränderten äuſseren Umständen zweckentsprechend anzupassen, hat man untersucht, ob auch die Bewegungen enthirnter Tiere, welche infolge von Reizungen auftreten, in gleichem Sinne modifikationsfähig sind, und demgemäſs nachgeforscht, ob enthirnte Tiere auf den gleichen Reiz, während jedoch kein die Thätigkeit der Nerven oder des Rückenmarks bestimmendes Moment geändert ist, in wechselnder Weise zu reagieren vermögen, und ob sie ihre Bewegungen auf einen bestimmten Reiz so den veränderten äuſseren Verhältnissen akkommodieren können, wie es die Erreichung eines bestimmten Zweckes erfordert. Im allgemeinen hat sich hierbei freilich herausgestellt, daſs den Bewegungen, welche enthirnte Tiere auf bestimmte Reize ausführen, eine groſse Einförmigkeit innewohnt. Inwiefern die Nichtbeteiligung psychischer Einflüsse erwiesen wäre, wenn diese an den in unveränderliche Grenzen eingeschlossenen Gang eines Mechanismus erinnernde Einförmigkeit wirklich ausnahmslos bestände, wollen wir nicht erörtern. Für diejenigen, welche aus andern Gründen geneigt sind, der *medulla spinalis* ein seelisches Vermögen zuzusprechen, würde daraus nur folgen, daſs auch letzteres nicht auſserhalb aller Gesetze stehe. Weit wichtiger ist, daſs jene Einförmigkeit keine unbedingte, ausnahmslose ist, so viele Mühe sich die Mehrzahl der Experimentatoren, insbesondere KUERSCHNER, gegeben haben, das Gegenteil darzuthun. In erster Linie kommt hier in Betracht, daſs man eine sehr verschiedene Art der Reaktion auf verschiedene Arten der Reize beobachtet und jede Art in der Regel zweckmäſsig in bezug auf den gegebenen Reiz findet. Kneipen wir eine bestimmte Stelle des Oberschenkels eines enthaupteten Frosches, so wird er entweder die Pfote stark anziehen, gleichsam unter den Leib verstecken, oder gewaltsam strecken, wie um das Instrument fortzustoſsen, oder bei erhaltenem verlängerten Mark wird er gar forthüpfen. Betupfen wir dagegen dieselbe Stelle in derselben Ausdehnung mit Essigsäure, so wird keine der genannten Bewegungen eintreten, sondern eine himmelweit verschiedene: das Tier wischt durch Hin- und Herreiben mit der einen oder andren Pfote die

reizende Säure ab. Zweitens zeigen sich aber auch nicht selten Differenzen in den Reaktionsbewegungen enthirnter Tiere bei Anwendung eines und desselben Reizverfahrens. Wir reden nicht davon, daſs die Erscheinungen bei Tieren verschiedener Klassen und Gattungen sich anders gestalten, selbst nicht davon, daſs verschiedene Individuen derselben Gattung abweichendes Verhalten zeigen, da sehr leicht eine verschiedene Konstruktion des Mechanismus als Ursache dieser Verschiedenheiten denkbar ist. Allein jeder, welcher einige Erfahrung in solchen Experimenten hat, wird beobachtet haben, daſs derselbe Frosch nach der Enthauptung auf denselben Reiz nicht immer genau dieselbe Bewegung ausführt, insbesondere dann nicht, wenn mehrere Bewegungsarten zur Erreichung desselben Zweckes dienlich erscheinen. Man betupfe in gewissen Zwischenräumen eine bestimmte Stelle des Oberschenkels mit Essigsäure und suche alle Umstände ganz gleich zu erhalten, und man wird nicht selten beobachten, daſs das Tier bald diese, bald jene Manipulation zum Abwischen ausführt, bald den einen, bald den andren Schenkel nimmt, bald gar nicht reagiert. Drittens endlich liegen auch Beobachtungen vor, aus denen hervorgeht, daſs die auf Reizungen eintretenden Reaktionsbewegungen enthirnter Tiere einer zweckmäſsigen Anpassung nach abgeänderten äuſseren Verhältnissen fähig sind. Als Beispiel für zahlreiche andre von PFLUEGER, AUERBACH, SANDERS-EZN und GOLTZ[1] gesammelte möge ihrer gröſseren Einfachheit halber die folgende von PFLUEGER beschriebene dienen. Es ist allgemein bekannt, daſs ein enthaupteter Frosch, wenn man den einen Schenkel dicht über dem *condylus internus femoris* mit Essigsäure betupft, konstant den gereizten Schenkel beugt, und mit der Dorsalfläche des zugehörigen Fuſses durch abwechselnde Abduktion und Adduktion die Säure abwischt. Schnitt PFLUEGER nun den Fuſs dieses Schenkels ab, so daſs das Abwischen nicht mehr möglich war, und betupfte dann dieselbe Stelle mit Essigsäure, so beugte das enthauptete Tier den Schenkel („an welchem es vermöge der exzentrischen Perception den Fuſs erhalten glaubte") wie vorher; bald aber gab es diese Bewegung auf, wurde unruhig („als suche es nach einem neuen Mittel") und nahm endlich den nicht gereizten Schenkel zu Hilfe, indem es ihn so beugte, daſs es mit dessen Fuſssohle die Säure wegputzte, oder es beugte den gereizten Schenkel so stark, daſs es ihn an der Seitenfläche des Rumpfes abwischen konnte. Es fragt sich nun, ob die drei hier aufgezählten Versuchskategorien ausreichen, um die Gegenwart eines an das Rückenmark gebundenen Sensoriums wirklich zu beweisen. Wir glauben, keineswegs. Denn wenn wir, wie notwendig, im Rückenmark jede sensible zentripetalleitende Nervenfaser mit viel-

---

[1] PFLUEGER, a. a. O. — AUERBACH, GUENSBURGs *Ztschr. f. klin. Med.* 1853. Bd. 4. p. 452; FECHNERs *Ctrbl. f. Naturw.* 1854. No. 8. p. 137. — SANDERS-EZN, *Arb. aus d. physiol. Anst. zu Leipzig.* 1867. p. 1. — F. GOLTZ, a. a. O.

fachen Gruppen motorischer zentrifugalleitender verbunden annehmen, so ist es auch ohne Zuthun einer seelischen Kraft begreiflich zu machen, weshalb die Reizung bestimmter sensibler Fasern nicht immer gerade nur die nämliche Gruppe motorischer in Miterregung versetzt. Erinnern wir uns ferner daran, daſs unser Bewuſstsein aus der Gefühlsempfindung allein sehr wohl zu unterscheiden vermag, ob unsre Hautoberfläche mechanisch gequetscht oder chemisch geätzt wird, woraus mit Hinblick auf das Gesetz der spezifischen Sinnesenergien eben folgt, daſs beide Reizverfahren nicht völlig gleichartige Nervenbahnen in Aktion bringen, so ist auch von rein mechanischem Standpunkte aus begreiflich, daſs ein enthirntes, nur noch mit Rückenmark versehenes Tier ebenfalls den mechanischen Reiz in andrer Weise als den chemischen abwehrt. Was schlieſslich die zweckmäſsige Anpassung der Reflexbewegung bei modifizierten äuſseren Verhältnissen angeht, so liegt darin auch kein zwingender Beweis für das Walten einer seelischen Kraft. Denn keine Veränderung äuſserer Verhältnisse ist ohne Einfluſs auf den in Abhängigkeit von ihnen erhaltenen lebenden Organismus. Wer darf also behaupten, daſs das Festhalten, Festbinden, Annähen, Abschneiden einer Extremität, verkehrte Lagerung des Gesamttieres u. s. f., Eingriffe, welche doch zweifellos das bewuſste Geschöpf sehr energisch beeinflussen, ohne Einfluſs auf den Erregungszustand der Markzentren geblieben wären? Wenn aber diese Möglichkeit nicht geleugnet werden kann, wie sollte dann wohl mit Grund in Abrede gestellt werden, daſs die Erregbarkeitsänderungen der Markzentren in einer Änderung auch der Reaktion ihren entsprechenden Ausdruck gewinnen müssen, und weshalb sollten die anatomischen Einrichtungen nicht derart angelegt sein, daſs sie sich, wie allerorts, so auch hier den äuſseren Lebensbedingungen zweckmäſsig angepaſst erwiesen?

Die vorstehenden Erörterungen lehren, wie uns scheint, genugsam, weshalb die Frage, ob die Reflexbewegungen enthirnter Menschen und Tiere mit oder ohne Zuthun einer zweckmäſsig waltenden Seelenkraft erfolgen, kontrovers ist und bleiben muſs. Wir dürfen daher auch von einem speziellen Bericht der verschiedenen Arbeiten absehen, welche seit dem Erscheinen der PFLUEGERschen Schrift auf physiologischer Grundlage, sei es für[1], sei es zum gröſseren Teil gegen[2] die Annahme eines Rückenmarkssensoriums eingetreten sind. So wenig objektiv dargethan werden kann, daſs enthauptete

---

[1] AUERBACH, GUENSBURGs *Ztschr. f. klin. Med.* 1853. Bd. 4. p. 478. — O. FUNKE, dieses Lehrb. IV. Aufl. 1866. p. 570.

[2] R. WAGNER *Neurologische Unters.* Göttingen 1854. p. 211. — LOTZE, *Götting. gelehrte Anzeigen.* 1853. Stück 174–177. — F. GOLTZ, *Königsberger med. Jahrbücher.* 1862. Bd. II. p. 189, u. *Beitr. zur Lehre von d. Funct. der Nervencentren des Frosches.* Berlin 1869. p. 126. — SANDERS-EZN, *Arb. aus d. physiol. Anst. zu Leipzig.* 1867. p. 1. — OSAWA u. TIEGEL, PFLUEGERs *Arch.* 1878. Bd. XVI. p. 90.

Menschen und Tiere jedweder bewufsten Empfindung entbehren, freilich auch nicht, dafs sie eine solche besitzen, ebensowenig ist objektiv zu entscheiden, ob die ihnen noch eigentümlichen Bewegungsäufserungen unter dem Einflusse einer Willenskraft stehen oder nicht. Es ist demnach durchaus nicht für erwiesen anzunehmen, dafs die Enthauptung oder Enthirnung ein sicheres Mittel abgibt, Empfindung und Willenseinflufs zu eliminieren. Die Aufgabe, reine Reflexbewegungen und willkürliche bei enthaupteten Tieren in exakter Weise zu sondern, ist, obwohl einstmals von CHAUVEAU und später von SANDERS-EZN[1] unternommen, zur Zeit noch ungelöst. Ein objektives Merkmal, nach welchem wir die Grenzlinie ziehen könnten, fehlt. Selbst gegen die unbedingte Sicherheit der Narkose als Mittel zur Elimination des Sensoriums lassen sich Bedenken erheben, weil Empfinden und Wollen nach Beobachtungen an Menschen erst bei bestimmter Intensität der narkotischen Vergiftung vollkommen aufgehoben werden, in diesem Augenblicke aber auch alle jene auf äufsere Reizungen erfolgenden Bewegungen erloschen sind, welche man den Reflexbewegungen zuzurechnen geneigt sein möchte. Diese Zweifel sind bei den folgenden Sätzen über die Erscheinungsweise der Reflexbewegungen zu berücksichtigen.

Obenan steht der streng erwiesene Satz, dafs die Übertragung der Erregung von sensibeln auf motorische Fasern lediglich unter Vermittelung eines Zentralorgans, des Gehirns oder Rückenmarks (oder der Ganglien), zustande kommt. Der Beweis für diesen Satz ist leicht zu liefern. Reizung irgend welcher sensibeln Nerven führt keine Reflexbewegungen mehr herbei, sobald wir den Teil des Rückenmarks, in welchen sie durch die hinteren Wurzeln eintreten, zerstören, oder die entsprechenden hinteren Wurzeln durchschneiden. Es tritt keine Reflexbewegung ein, wenn wir den peripheren Stumpf der durchschnittenen Wurzeln reizen, regelmäfsig zeigen sie sich auf Ansprache des zentralen Stumpfes. Es ist für das Zustandekommen der Reflexbewegungen nicht die vollständige Integrität der Zentralorgane erforderlich. Nicht allein, dafs wir Hirn und Rückenmark voneinander trennen und dann an jedem für sich reflektorische Erscheinungen hervorrufen können, sondern wir können in der Zerspaltung des Rückenmarks selbst bis zu bestimmten Grenzen gehen, ohne die reflektorische Übertragung in den einzelnen Abschnitten aufzuheben. Teilen wir das Rückenmark des enthaupteten Frosches in der Höhe des letzten Brustwirbels quer durch, so führt sowohl Reizung der Vorder- als auch der Hinterextremitäten zu Reflexbewegungen, die

---

[1] CHAUVEAU, *L'Union médic.* 1857. T. XI. No. 61, 62, 66, 68. — Dagegen BROWN-SÉQUARD, *Journ. de la physiol.* 1858. T. I. p. 176. — SANDERS-EZN, *Arb. aus d. physiol. Anst. zu Leipzig.* 1867. p. 1. — Dagegen GERGENS, PFLUEGERS *Arch.* 1876. Bd. XIII. p. 61.

reflektorische Thätigkeit ist also in jeder der beiden Rückenmarkshälften enthalten. Den Schwanz einer Eidechse oder einen Aal können wir in eine grofse Anzahl von Stückchen zerlegen, von denen jedes vermöge des in ihm befindlichen Rückenmarks separate Reflexphänomene zeigt. Ja, es genügt zur Erzeugung von Reflexbewegungen ein Rückenmarkssegment, in welches eine einzige sensible Wurzel ein- und eine motorische austritt, sobald nur der Schnitt ober- und unterhalb dieser Wurzeln nicht so geführt ist, dafs die Faserausstrahlungen derselben auf ihrem Querwege durch das Rückenmark mit durchschnitten sind. Es wird ferner die Erzeugung von Reflexen durch gänzliche Trennung der beiden Seitenhälften des Marks voneinander nicht aufgehoben. Spalten wir das Rückenmark der Länge nach von der hinteren Spalte aus in seine zwei Hälften, so treten auf Reizung linker Körperteile noch linksseitige, auf Reizung rechter Körperteile noch rechtsseitige Bewegungen ein. Ferner ist eine zweifellose Thatsache die, dafs die Überleitung einer Erregung von den sensibeln Bahnen auf die motorischen nicht in der weifsen, sondern ausschliefslich in der grauen Substanz vor sich geht. Die sensibeln Wurzelfasern geben den von ihnen geleiteten Thätigkeitsvorgang erst ab, wenn sie nach dem Durchtritt zwischen Hinter- und Seitensträngen die graue Substanz erreicht haben, die motorischen Wurzelfasern nehmen nur in der grauen Substanz diesen Thätigkeitsvorgang auf.

Was die Beschaffenheit der Bewegungen selbst betrifft, so ist zuerst zu bemerken, dafs auch der beschränkteste sensible Reiz, durch welchen nur eine oder wenige sensible Fasern in Erregungszustand versetzt werden, nie nur eine einzige motorische Faser, sondern stets eine beträchtliche Anzahl derselben sekundär erregt. Die Übertragung der Erregung verbreitet sich stets über gröfsere Gruppen von Bewegungsnerven. Es ist ferner hervorzuheben, dafs diese Gruppen motorischer Fasern unter allen Umständen physiologisch zusammengehörige sind, erstens insofern, als stets alle zu einem bestimmten Muskel gehenden Fasern in Thätigkeit versetzt werden, infolge reflektorischer Erregungen aber niemals partielle Zuckungen einzelner Partien eines Muskels hervorgerufen werden können, zweitens aber auch insofern, als die regelmäfsig sich zeigende Reflexthätigkeit mehrerer Muskeln stets solche Muskeln betrifft, welche überhaupt funktionell koordiniert sind, deren kombinierte Thätigkeit zur Erzielung bestimmter physiologischer Leistungen unbedingt erfordert wird. Nicht allein kombinieren sich z. B. die Strecker oder die Beuger eines Gliedes, sondern es antworten auf sensible Reize auch kompliziertere Muskelsysteme, wie die Exspirationsmuskeln. Reizung einer einzigen sensiblen Faser des Kehlkopfs oder der Nasenschleimhaut bedingt Husten oder Niesen, löst also eine Erregung in der Unzahl motorischer Fasern aus, welche die Exspirationsmuskeln versorgen; dieses Beispiel ist um so überzeugender,

als Husten und Niesen unzweifelhaft reine Reflexbewegungen sind, trotzdem, daſs der sensible Reiz auſser der Reflexbewegung auch eine bewuſste Empfindung, Kitzel oder Schmerz, hervorruft. Es lehrt dieses Beispiel zugleich am besten, daſs aus der Zweckmäſsigkeit einer Reflexbewegung an sich nicht ein Schatten eines Beweises für die Beteiligung des Sensoriums, für die willkürliche Wahl der Reaktionsmittel gegen den Reiz, abzuleiten ist.

Eine weitere Eigentümlichkeit der Reflexbewegungen ist die, daſs sie nicht aus anhaltenden, stetigen Muskelkontraktionen bestehen, selbst dann nicht, wenn der Reiz ein anhaltender ist, wodurch sie sich von den willkürlichen und namentlich von den direkten Reizbewegungen unterscheiden. Es tritt entweder eine nur kurze einmalige Zuckung ein oder eine Reihe wiederholter kurzer Zuckungen. Ein solches Spiel der Muskeln, welches, wie Volkmann richtig bemerkt, nur durch ein Spiel der betreffenden Antagonisten möglich ist, setzt nicht notwendig einen anhaltenden Reiz voraus. Es tritt zwar bei der anhaltenden Erregung, welche auf die Haut gebrachte Säure bewirkt, ein, aber z. B. auch nach einmaligem starken Kneipen der Haut, so daſs also die Reflexbewegung unter Umständen den Reiz beträchtlich überdauern kann. Diese Umstände scheinen mehr in der Art und Intensität des Reizes als in seiner zeitlichen Dauer zu liegen. Die Intensität der Reflexzuckungen ist im allgemeinen der Intensität des Reizes direkt proportional. Ein dritter Einfluſs, welchen die Stärke des Reizes ausübt, ist der auf die Zahl der reflektorisch in Thätigkeit gesetzten Muskeln; man drückt dieses Abhängigkeitsverhältnis so aus, daſs mit der wachsenden Intensität der sensiblen Erregung die reflektierte motorische Erregung weiter und weiter irradiiert. Eine schärfere Fassung dieses Ausdrucks hoffen wir bei der folgenden Theorie der fraglichen Phänomene zu gewinnen. Der Umfang der Reflexaktion hängt aber auſser von der Reizintensität von der sehr verschiedenen, durch gewisse Mittel zu vergröſsernden Erregbarkeit des Mechanismus ab.

Es kommt nun darauf an, für die verschiedenen Applikationsstellen der sensibeln Reize die korrespondierenden Reflexgebiete und den Modus der Reflexbewegungen aufzusuchen, in der Absicht durch diese Untersuchung zur Feststellung bestimmter Gesetze zu gelangen. Trotz massenhafter Beobachtungen ist hierfür wenig geschehen; die meisten begnügten sich mit den Wahrnehmungen, daſs in der Regel die nächstliegenden Muskeln antworten, z. B. die Muskeln der Hinterextremitäten, wenn deren Haut gereizt wird, daſs der Reflex häufig irradiiere, bald auf die Seite des Reizes beschränkt bleibe, bald auf die andre überspringe, oder auf beiden zugleich sich zeige. Pflueger gebührt das Verdienst, zuerst die Aufstellung exakter Reflexgesetze versucht zu haben, und zwar hat er dieselben aus einer sorgfältigen Zergliederung pathologischer Beobachtungen an Menschen gewonnen,

bei welchen allein eine sichere Kontrolle über eine vorhandene oder fehlende Intervention des Willens möglich ist. Die PFLUEGERschen Gesetze sind kurz folgende. 1. Das Gesetz der gleichseitigen Leitung für einseitige Reflexe. Wenn auf Reizung eines Empfindungsnerven Reflexbewegung auf nur einer Körperhälfte folgt, so findet dieselbe ohne Ausnahme und unter allen Umständen auf derjenigen Körperhälfte statt, welcher der gereizte Empfindungsnerv angehört. Dieses Gesetz ist unzweifelhaft richtig und auch schon früher, z. B. von J. MUELLER, wenigstens als Regel anerkannt worden. 2. Das Gesetz der Reflexionssymmetrie. Wenn ein sensibler Reiz einseitige Reflexe ausgelöst hat, sodann aber durch Weiterschreiten des Übertragungsvorgangs im Rückenmark auch motorische Nerven der entgegengesetzten Rückenmarkshälfte erregt, so werden auf letzterer Seite stets nur solche Motoren innerviert, welche auch bereits auf der primär affizierten Hälfte erregt sind; es brauchen aber nicht alle auf dieser erregten Nerven auch auf jener in Thätigkeit versetzt zu werden. 3. Das ungleich intensive Auftreten des Reflexes auf beiden Körperseiten bei doppelseitigen Reflexen. Bringt eine sensible Erregung doppelseitige Reflexe hervor, und zwar intensiver auf der einen als auf der andren Seite, so befinden sich die stärker am Reflex beteiligten Muskeln allemal auf der Seite der gereizten Empfindungsfaser. 4. Das Gesetz der „intersensitiv-motorischen Bewegung“ und der Reflexirradiation. Unter ersterer versteht PFLUEGER den Weg, welchen die Erregung von den sensibeln nach den motorischen Fasern im Zentralorgan einschlägt, unter letzterer das Weiterschreiten des Reflexes von den Nerven, in welchen er sich zuerst lokalisiert hatte, auf benachbarte. Wenn die Erregung eines sensiblen Hirnnerven auf motorische Nerven übertragen wird, so sehen wir, daſs die Wurzeln beider Nerven auf nahezu gleichem Niveau am Zentralorgan gelegen sind, oder der motorische Nerv weiter nach hinten, nie weiter nach vorn als die sensible Wurzel liegt. Strahlt von hier aus der Reflex weiter, so geht der Weg der Irradiation stets vom primären Reflexniveau nach hinten in der Richtung nach der *medulla oblongata* zu. Reizung des Opticus z. B. erzeugt Kontraktion der Iris, d. i. also Reflex vom Opticus auf den Oculomotorius, intersensitiv-motorische Bewegung von vorn nach hinten. Im Rückenmark liegt ebenfalls der primär affizierte Bewegungsnerv auf mehr oder weniger gleichem Niveau mit der Wurzel der erregten Empfindungsfaser. Strahlt von hier aus der Reflex weiter aus, so nimmt er seinen Weg nach über dem Reflexniveau liegenden Motoren, also ebenfalls nach der *medulla oblongata* zu, nie nach unterhalb gelegenen. Reizung eines Hautnerven der Finger löst zunächst Reflexe im *plexus brachialis* aus, bei eintretender Irradiation werden der *plexus cervicalis*, der *accessorius*, *vagus* etc., nicht aber die *nervi dorsales* oder *lumbales* ergriffen. Erst wenn die *medulla oblongata*

von der Erregung ergriffen ist, kann von hier aus die Irradiation wieder nach abwärts bis zum *plexus ischiadicus* schreiten. 5. Das Gesetz des dreiörtlichen Auftretens der Reflexionen. Die Reflexe, welche die Erregung einer sensiblen Faser auslösen, können absolut nur an drei Stellen des Körpers auftreten, mögen sie einseitig oder doppelseitig sein. *a.* Der Reflex erscheint in denjenigen Motoren, welche mit den gereizten Empfindungsfasern auf mehr oder weniger gleichem Niveau liegen. *b.* Tritt der Reflex in Motoren auf, welche entfernt von dem Niveau der Empfindungsfaser liegen, so sind diese Motoren stets solche, welche in der *medulla oblongata* entspringen. PFLUEGER erinnert an den Trismus nach Wunden beliebiger Hautstellen, die hysterischen Lach- und Weinkrämpfe etc. Wir werden den durch seine Vielseitigkeit und manche Eigentümlichkeit ausgezeichneten Reflexmechanismus des verlängerten Marks im folgenden Abschnitt einer speziellen Erörterung unterwerfen. *c.* Der Reflex erscheint in sämtlichen Muskeln des Körpers. Der Hauptirradiationsherd für diese allgemeinen Reflexe ist das verlängerte Mark.

Die Gültigkeit der aufgeführten Gesetze ist von PFLUEGER durch sorgfältige Analysen zahlreicher pathologischer Beobachtungen begründet worden, hat aber nach und nach mehrfache Einschränkungen erfahren. Eine derselben scheint uns in der von PFLUEGER[1] als fraglich bezeichneten, indessen zweifellos vorhandenen Reflexbeziehung zwischen Trigeminus und Oculomotorius gegeben. Reizt man bei verschiedenen Tieren (Katze, Hund, Taube) die ausschliefslich von ersterem Nerven versorgte Cornea einer Seite mit Induktionsströmen, so verengen sich die Pupillen beider Augen.[2] Die Ausbreitung der reflektorischen Erregung erfolgt im vorliegenden Falle also nicht dem dritten PFLUEGERschen Gesetze gemäfs in der Richtung von vorne nach hinten, sondern in der entgegengesetzten. Eine zweite Sonderstellung kommt ferner gewissen Reflexbewegungen enthaupteter Aale zu. Nach dem ersten Gesetz wäre zu erwarten, dafs sich dieselben bei Reizung auf der rechten Seite auch nach rechts hin dem Reize zu krümmen sollten, wie dies die Schlangen nach OSAWA und TIEGEL[3] auch wirklich thun. PFLUEGER[4] sah jedoch das Gegenteil eintreten und die enthaupteten Aale sich durch linksseitige Kontraktionen von dem Reize, einer Flamme, abwenden. Nur unter abnormen Verhältnissen, wenn die Tiere vorher mit Strychnin vergiftet worden waren, erfolgten die nach dem Gesetze erwarteten Reflexbewegungen, die Aalschwänze zuckten mit Gewalt in die Flamme, welche sie versengte. Ganz analog verhalten sich nach PFLUEGER auch junge Kätzchen, denen das Rückenmark durchschnitten ist. Brennt man den Schwanz derselben einseitig, so wird der Schwanz von der Flamme durch Kontraktion der gegenseitigen Muskeln abgedreht. Unvereinbar mit dem fünften PFLUEGERschen Gesetz ist es endlich, wenn ROSENTHAL[5] findet, dafs die Reflexerregung der motorischen Schenkelnerven beim Frosche an zwei Orten im Rückenmarke, deren einer im Eintrittsniveau der jenen Nerven zugehörigen

---

[1] E. PFLUEGER, *Die sensorischen Funct. d. Rückenmarks* etc. Berlin 1853. p. 76.
[2] HURWITZ, *Über d. Reflexdilatation d. Pupille.* Dissert. Erlangen 1878. p. 16.
[3] OSAWA u. TIEGEL, PFLUEGERs *Arch.* 1878. Bd. XVI. p. 90.
[4] PFLUEGER, a. a. O. p. 112.
[5] Vgl. I. ROSENTHAL, *Biolog. Ctrbl.* 1884. Bd. IV. p. 247. — MENDELSSOHN, *Stzber. d. Kgl. Preufs. Akad. d. Wiss. zu Berlin.* 1882. p. 897, u. 1883. p. 123.

Rückenmarkswurzeln, deren andrer dagegen im obersten Cervikalmark enthalten ist, erfolgt und noch dazu leichter, d. h. auf sensible Reizungen von geringerer Stärke von dem höher und dem peripheren Ausbreitungsbezirk der in Thätigkeit geratenen Nerven entfernter gelegenen Zentralpunkte aus als von dem tiefer und näher gelegenen aus. Bevor man indessen nicht weifs, ob der von ROSENTHAL als oberstes Halsmark bezeichnete Zentralteil beim Frosche nicht vielleicht dem verlängerten Marke zuzurechnen ist, wird von einer weiter reichenden Verwertung der ROSENTHALschen Beobachtung gegen das PFLUEGERsche Gesetz Abstand zu nehmen sein. Dafs die *medulla oblongata* die allgemeinen, die *medulla spinalis* nur die örtlichen Reflexbewegungen vermittelte, hat OWSJANNIKOW[1] auch für das Kaninchen durch das physiologische Experiment festgestellt. Tiere, denen er durch einen Schnitt die *medulla oblongata* vom Gehirne abgetrennt hatte, besafsen noch das Vermögen, Reizungen der Körperperipherie durch allgemeine, geordnete Reflexbewegungen zu beantworten, verloren die Fähigkeit dazu aber bei tiefer abwärts verlegtem Schnitte gänzlich, wenn derselbe ein wenig unterhalb der Grenze der oberen zwei Dritteile des Restes der *medulla oblongata* gefallen, wenn also etwas weniger als ein Dritteil der *medulla oblongata* mit dem Rückenmarke noch in Zusammenhang geblieben war.

Von grofsem Einflufs auf die Reflexbewegungen ist die Applikationsstelle des Reizes, erstens insofern, als es nicht gleichgültig ist, ob das periphere Ende oder der Stamm eines sensiblen Nerven erregt wird, zweitens insofern, als nicht alle sensibeln Nerven mit gleicher Leichtigkeit und in gleichem Grade ihre Erregung auf Motoren übertragen. Von vielen Reflexbewegungen wissen wir, dafs sie erheblich leichter zustande kommen, wenn wir den Reiz auf das periphere Ende, als wenn wir ihn auf den Stamm der sensibeln Nerven applizieren. Sehr allgemein gilt dieser zuerst wohl von VOLKMANN[2] betonte Satz für mechanische und chemische Reizwirkungen; ob auch für thermische, kann fraglich erscheinen, da GRUETZNER[3] die sensibeln Nervenstämme aufserordentlich empfindlich gegen den Wärmereiz befunden und durch denselben von ihnen aus sehr intensive Reflexbewegungen ausgelöst hat, vergleichende Untersuchungen über den Empfänglichkeitsgrad der peripheren Nervenenden dem gleichen Reize gegenüber aber bisher nicht vorliegen. Bezüglich der Elektrizität gilt jedoch der obige Satz entschieden nicht; es fällt mittels derselben viel schwerer von der Hautoberfläche aus als von den Nervenstämmen aus Reflexzuckungen zu erzielen. WUNDTS[4] gegenteilige Angabe kann wenigstens für den intermittierenden elektrischen Reiz nicht bestätigt werden. Worauf das differente Verhalten der einzelnen Reizqualitäten beruht, ist nicht klar. Es ist möglich, dafs die den peripheren Enden vieler sensibler Nerven eigentümlichen Endapparate die Umsetzung gewisser Reizimpulse, der mechanischen und chemischen, in Nervenbewegung

[1] PH. OWSJANNIKOW, *Arb. aus d. physiol. Anst. zu Leipzig.* 1874. p. 308.
[2] VOLKMANN, R. WAGNERS *Handwrtbch.* Art. *Nervenphysiologie.* Bd. II. p. 544..
[3] GRUETZNER, PFLUEGERS *Arch.* 1878. Bd. XVII. p. 215.
[4] W. WUNDT, *Unters. z. Mechanik d. Nervencentren.* Erlangen u. Stuttgart 1871–76. II. Abth. p. 52.

so hochgradig begünstigen, daſs selbst schwache Reizintensitäten viel erheblichere Effekte auslösen, wenn sie unter Vermittelung der Endvorrichtungen, als wenn sie direkt durch Applikation auf die Nervenstämme den Thätigkeitszustand der sensibeln Nerven auslösen. Ob diese Vorstellung aber richtig ist, muſs erst noch bewiesen werden. Was endlich die elektrische Reizwirkung anbetrifft, so begreift sich ihr abweichendes Verhalten am leichtesten daraus, daſs die tetanisierenden Induktionsströme in einem Nervenstamme wohl regelmäſsig weit mehr sensible Nerven in dichter Zusammenpackung gleichzeitig erregen als in einer beschränkten immer nur von relativ wenigen Nervenfasern versorgten Hautregion.

Zur Unterstützung des oben hinsichtlich der Elektrizität gesagten möge hier der Bericht eines Versuchs, dem wir viele gleichartige anreihen könnten, dienen. Einem Frosche, welchem tags zuvor das Groſshirn exstirpiert worden war, wurde der eine Fuſs mit einem feinen Platinnetze umwickelt und ferner an die am weitesten daraus hervorragende Zehenspitze ein Platindraht befestigt. Platinnetz und Platindraht standen durch dünne Kupferdrähte mit einem Stromschlüssel und durch letzteren mit einem Schlittenapparat in Verbindung. Der Frosch wurde alsdann an einem durch den Unterkiefer gezogenen Bindfaden freischwebend aufgehängt, und schlieſslich durch Verschiebung der sekundären Induktionsspirale die Stromstärke ermittelt, bei welcher sich deutliche Reflexbewegungen innerhalb der Schenkelmuskulatur bemerklich machten. In drei durch zwei Minuten lange Pausen voneinander getrennten Einzelversuchen fand sich, daſs der Fuſs an den Oberkörper herangezogen wurde, wenn die sekundäre Spirale des Induktionsapparats von der primären um 5,5 cm, 5,8 cm und 5,5 cm abstand. Hierauf wurde der eine *n. ischiadicus* von der Schenkelbeuge bis zur Kniekehle frei präpariert, in der Höhe der letzteren unterbunden, durchschnitten und an der erhalten gebliebenen Fadenschlinge über zwei feine Platinelektroden gebracht, welche sich mit dem früher erwähnten Induktionsapparate in leitender Verbindung befanden. In drei aufeinanderfolgenden Versuchen ergaben sich die Stromstärken, welche eben gerade eine deutliche Reflexbewegung innerhalb der Oberschenkelmuskulatur veranlaſsten, ausgedrückt in Spiralenabständen = 34,2 cm, 36,1 cm und 35,4 cm. Reflexbewegungen waren also bei elektrischer Reizung des Nervenstamms durch viel schwächere Ströme als bei Reizung der Fuſshaut zu erhalten. Ganz ähnliche Ergebnisse sind in der unter GRUENHAGENS Leitung angefertigten Dissertation von FRANTZ[1] verzeichnet.

Wie ungleich zweitens die sensibeln Nerven verschiedener Körperteile befähigt sind ihre Erregung auf motorische zu übertragen, lehrt die tägliche Erfahrung. Hand- und Fuſssohle, Achselhöhle, Lippenhaut, die Schleimhaut der Nase und des Kehlkopfs, die Bindehaut des Auges zeichnen sich besonders aus durch die Leichtigkeit, mit welcher von ihnen aus Reize Reflexbewegungen vermitteln; bei Tieren, und besonders bei den vielgeprüften Fröschen sind weniger hervorstechende Verschiedenheiten der verschiedenen Hautstellen in dieser Beziehung beobachtet. Im allgemeinen sind es über-

---

[1] L. FRANTZ, *De vi quam exercet. cerebri irritatio in motus reflexos.* Dissert. Königsberg 1865.

upt die **Haut- und Schleimhautnerven**, welche die auffälligsten ispiele von Reflexübertragungen liefern.

Sehr viel unempfindlicher erscheinen in dieser Beziehung die sensibeln rven der Muskelsubstanz. Kneipen, Ätzen, Brennen der letzteren ruft unter malen Verhältnissen bei Fröschen keine Reflexbewegungen innerhalb der lkürlichen Muskulatur hervor. Dagegen bleiben solche, wie C. Sachs[1] Widerspruch mit älteren Angaben von Volkmann ermittelte, nicht aus, n man die Tiere zuvor mit Strychnin vergiftet und dadurch die Erregkeit ihrer Reflexmechanismen gesteigert hat, gleichviel, ob man den Muskel rtorius) oder den herantretenden Nerven elektrisch tetanisiert, oder den eren durch chemische Reizmittel (Ammoniak) in Tetanus versetzt.

Anders liegt die Sache freilich für die sensibeln, ursprünglich auch in muskulären Nervenstämmen enthaltenen Nerven der Muskelsehnen (s. Bd. II. 198). Diese rufen ohne jede künstliche Erregbarkeitssteigerung der Zentralane schon auf leichte mechanische Reizung ihrer Endausbreitung Reflextraktionen willkürlicher Muskeln hervor und zwar vorzugsweise derjenigen, en Sehnen den Angriffspunkt des Reizes bilden. So löst mechanische Erütterung z. B. des gespannten *ligament. patellae proprium* oder der Achillesne, sei es durch Beklopfen mit einem Perkussionshammer, sei es durch n plötzlichen Schlag mit der Handkante bei normalen Menschen und ren, im ersten Fall eine Zuckung des *quadriceps femoris* (den pathologisch htigen Präpatellarsehnenreflex[2] oder das Kniephänomen[3]), im zweiten Fall solche des Gastrocnemius aus (Achillessehnenreflex, Fufsphänomen); und h den vorliegenden Untersuchungen[4] ist kaum zu bezweifeln, dafs diese kungen reflektorischer Natur sind. Im Gebiete der glatten Muskulatur lich bewirkt die Erregung von Muskelnerven regelmäfsig ohne vorangehende chninvergiftung Reflexbewegungen, wie zuerst Nawrocki und Kowalewsky iesen, Schreiber, v. Anrep und Cybulski sodann für den *n. phrenicus* beigt haben.[5] Dieselben laufen in der glatten Ringmuskulatur der Arterien ngeren Kalibers ab, bedingen einen mehr oder weniger vollständigen Verufs der letzteren, verursachen dadurch Anstauung des Blutes in den grofsen rienstämmen und finden ihren deutlichsten Ausdruck in der jeder Muskelvenreizung folgenden, manometrisch erkennbaren Zunahme des arteriellen tdrucks. Allgemein ergibt sich also, dafs die Schwierigkeit von bestimmten en sensibler Nerven aus gewisse Formen von Reflexbewegungen zu erzielen t ohne weiteres als Mafsstab für die gröfsere oder geringere Reizbarkeit r Nerven dienen kann.

Von Bedeutung für das Zustandekommen der Reflexegungen ist ferner die **Art der Reizung**. Schnell wiederholte wache Reizungen wirken in der Regel viel intensiver als einlige stärkere von kurzer Dauer oder als stärkere konstante. So en intermittierende Induktionsströme schon bei schwacher Intenit von dem Markende des freigelegten und in der Kniekehle

---

[1] C. Sachs, *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1874. p. 175, 491 u. 645.
[2] Erb, *Arch. f. Psychiatr.* 1875. Bd. V. p. 792.
[3] Westphal, *Arch. f. Psychiatr.* 1875. Bd. V. p. 803.
[4] Schultze u. Fürbringer, *Ctrbl. f. d. med. Wiss.* 1875. p. 928. — Tschirjew, *Berlin. Wochenschr.* 1878. p. 240; *Arch. f. Psychiatr.* 1878. Bd. VIII. p. 689. — Senator, *Arch. f. iol.* 1882. p. 197. — Rosenheim, *Arch. f. Psychiatr.* 1884. Bd. XV. p. 184. — J. Schreiber, *. f. experim. Pathol. u. Pharmakol.* 1884. Bd. XVIII. p. 270.
[5] Nawrocki u. Kowalewsky, *Ctrbl. f. d. med. Wiss.* 1878. p. 145. — J. Schreiber, *ügers Arch.* 1883. Bd. XXXI. p. 577. — v. Anrep u. Cybulski, ebenda. 1884. Bd. XXIII. 43.

durchschnittenen Froschcruralis Reflexbewegungen aus, während dieselben Ströme vereinzelt in längeren Pausen dem Nerven zugeführt ohne Wirkung bleiben[1], ja sogar unter diesen Umständen erheblich verstärkt werden können, ohne den Erfolg der ersten Reizungsart zu erzielen. Fester Druck auf die Haut der Achselhöhle oder der Fuſssohle führt nicht zu Reflexbewegungen, wohl aber die wiederholte leise Berührung, welche die Empfindung des Kitzels bedingt. Von Wesenheit ist endlich, daſs der gewählte Reiz mit einer gewissen Plötzlichkeit in den Nerven einbreche. Die Wichtigkeit dieses Moments ergibt sich am besten aus dem Verhalten des menschlichen Kremasters, des quergestreiften Muskels, welcher bei seiner Kontraktion den Hoden emporzieht und der Inguinalpforte nähert. Bei vielen Personen verkürzt sich derselbe kräftig, wenn ihnen von einer zweiten Person irgend ein kalter Gegenstand unerwartet auf die entblöſste Innenfläche des Oberschenkels appliziert wird, nicht aber wenn sie den Versuch selbst ausführen.

Schlieſslich haben wir noch gewisser Einflüsse zu gedenken, welche den Eintritt der Reflexbewegungen die einen erschweren oder gar verhindern, die andern begünstigen und diese Wirkung zweifellos dadurch erzielen, daſs sie Zustandsänderungen der zentralen Nervenmaterie, in welcher die zentripetal anlangende Molekularbewegung sensibler Nerven in die zentrifugal leitenden Bahnen motorischer übergelenkt wird, herbeiführen. Als auffälligste Thatsache tritt uns hier der erschwerende Einfluſs entgegen, welchen ein vom Hirne ausgehender Willensimpuls auf das Zustandekommen einer ganzen Reihe von Reflexbewegungen ausübt. Jeder weiſs, daſs wir Husten auf Reizung der Kehlkopfschleimhaut, Niesen auf Reizung der Nasenschleimhaut, die Armbewegung bei Kitzel in der Achselhöhle u. s. w. durch eine energische Willensanstrengung eine Weile zurückhalten oder selbst gänzlich unterdrücken können, daſs wir im Schlafe oder träumerischen Zustande zu Reflexbewegungen weit geneigter sind. Ebenso lehren Versuche an Tieren, daſs nach der Enthauptung alle durch das Rückenmark vermittelten Reflexbewegungen weit leichter und intensiver eintreten als bei unversehrter Verbindung des Hirns mit dem Rückenmark. Eine Erklärung dieser Thatsache, ein Nachweis der Art der Einwirkung des Willens auf den Reflexmechanismus ist äuſserst schwierig. Die allgemeine Vorstellung, welche man sich über diese Hemmungserscheinung auf Grund andrer analoger Erscheinungen machen muſs, ist offenbar die, daſs zwischen dem Hirn und den im Rückenmark befindlichen Reflexapparaten leitende Verbindungen bestehen, welche gewisse im Hirne durch den Willen oder auf reflektorischem Wege ausgelöste

---

[1] SETSCHENOW, *Über d. elektr. u. chem. Reiz d. sensibl. Rückenmarksnerven d. Frosches.* Graz 1868. p. 11 u. fg. — STIRLING, *Arb. a. d. physiol. Anst. zu Leipzig.* 1874. p. 223.

Bewegungsvorgänge jenen Apparaten zutragen, dadurch den Erregbarkeitszustand der letzteren modifizieren und so zur Fortpflanzung der von zentripetalleitenden Nerven empfangenen Impulse auf zentrifugalleitende ganz oder teilweise unfähig machen. Die analogen Thatsachen, auf welche sich diese Anschauung stützt, sind die hemmende Wirkung des erregten *nervus vagus* auf Herzthätigkeit und Atembewegungen und des erregten *nervus splanchnicus* auf die peristaltische Darmbewegung. Da die nähere Erörterung dieser Erscheinungen einem späteren Abschnitt vorbehalten bleiben mufs, so können wir hier nur antizipieren, dafs die Hemmungswirkung des Vagus auf das Herz hypothetisch daraus erklärt wird, dafs die Herzfasern des Vagus durch ihre zentrifugal fortgepflanzte Thätigkeit der Art auf die im Herzen befindlichen Ganglienzellen einwirken, dafs der von diesen aus automatisch oder reflektorisch den Muskelfasern zugeleitete rhythmische Kontraktionssimpuls geschwächt oder aufgehoben wird. Entsprechend hätte man sich vorzustellen, dafs vom Hirn zu den Reflexapparaten des Rückenmarks besondere Verbindungsfasern herabstiegen, dafs ferner jene Reflexapparate aus den multipolaren Ganglienzellen der grauen Substanz gebildet würden, welche zwar nicht erwiesenermafsen aber doch wahrscheinlich die Verknüpfung sensibler und motorischer Nerven zur Aufgabe haben und durch Erregung von seiten der neu angenommenen Hirnfasern in einen Zustand versetzt werden könnten, welcher die Fortpflanzung der nervösen Bewegung von den sensibeln auf die motorischen Leitungsbahnen hinderte. Selbstverständlich könnten die zur Übermittelung von Hemmungsimpulsen dienenden Nervenfasern nicht mit denen identisch sein, welche die Willensimpulse vom Hirn aus den Ursprungszentren der motorischen Fasern im Marke zuleiten, ebensowenig wie mit denen, welche die Thätigkeitszustände der sensibeln Nerven den cerebralen Empfindungsapparaten zuführen. Als der erste, welcher die vorgetragene Hypothese einer experimentellen Prüfung unterwarf, ist SETSCHENOW[1] zu nennen. Seine Versuche sind sämtlich an Fröschen angestellt und darauf gerichtet, die Gröfse der Reflexbewegungen, d. i. die Empfindlichkeit der spinalen Reflexmechanismen unter verschiedenen Verhältnissen, zu messen. Als Mafsstab verwertete er die Zeit, welche zwischen der Benetzung einer bestimmten Hautpartie mit äufserst verdünnter Schwefelsäure und dem Eintritt der Reflexzuckungen (Herausziehen der Pfote aus der ätzenden Flüssigkeit) verging; je stärker das Reflexvermögen deprimiert ist, desto gröfser ist diese Zeit, oder die Reflexzuckungen

---

[1] SETSCHENOW, *Annales des sciences natur.* 4. Série. *Zoologie.* T. XIX. p. 109; *Physiol. Stud. über d. Hemmungsmechan. f. d. Refl. d. Rückenmarks.* Berlin 1863, u. *Ztschr. f. rat. Med.* 1865. III. R. Bd. XXIII. p. 6; *Neue Vers. am Hirn u. Rückenmark d. Frosches* von SETSCHENOW u. PASCHUTIN. Berlin 1865. — SETSCHENOW, *Über d. elektr. u. chem. Reiz. d. sensiblen Nerven.* Graz 1868.

bleiben ganz aus. Er beobachtete regelmäfsig eine erhebliche aber vorübergehende Depression des Reflexvermögens, wenn das Hirn im Niveau der *thalami optici* quer durchschnitten wurde, während Durchschneidung des Hirns hinter den Vierhügeln oder unterhalb der *medulla oblongata* im Gegenteil, wie schon früher bekannt, Erhöhung des Reflexvermögens zur Folge hatte. Dafs die Herabsetzung der Reflexe bei der erstgenannten Verletzung Folge einer durch den Schnitt bedingten mechanischen Reizung der an jener Stelle befindlichen gesuchten Hemmungscentra sei, schliefst SETSCHENOW daraus, dafs chemische (mit Kochsalz) oder elektrische Reizung des Hirnquerschnitts im Niveau der *thalami optici* regelmäfsig eine sehr starke Depression des Reflexvermögens bewirkte, während Reizung des Hemisphärenschnitts und des Rückenmarksquerschnitts auch hier ohne Erfolg war, Reizung des Querschnitts der *medulla oblongata* hinter den Vierhügeln nur eine sehr schwache Depression zur Folge hatte. SETSCHENOW nimmt daher an, dafs im Niveau der *thalami optici* in der That die Zentralorgane liegen, welche die reflexhemmenden Leitungsfasern zum Rückenmark entsenden und wahrscheinlich im Leben beständig eine schwache „tonische" Erregung der Reflexapparate bewirken, deren Wegfall bei der Dekapitation die Erhöhung der Reflexe bedingt. Die Thätigkeit der von ihm supponierten cerebralen Hemmungszentren kommt seiner Meinung nach wahrscheinlich ebenfalls auf reflektorischem Wege, d. h. durch Zuleitung von Bewegungsimpulsen zustande, welche ihnen auf der Bahn sensibler Nerven fort und fort zuströmen, womit im Einklange steht, dafs er erhebliche Grade von Reflexdepression auch dann noch zu erzielen vermochte, wenn er sensible Nerven in ihrer peripheren Ausbreitung, z. B. den Trigeminus durch Ätzung der Mundschleimhaut, oder innerhalb der zentralen Stümpfe durchschnittener Nervenstämme durch Einlegen sei es in Kochsalz sei es in Glycerin reizte, Beobachtungen, welche nachträglich vielfache Bestätigungen und Erweiterungen erfahren haben. Unerklärt bleibt indessen immer noch, warum Reizung des Rückenmarkquerschnitts, in welchem doch die fraglichen Hemmungsfasern verlaufen müssen, keine Reflexdepression bewirkt. Daran zu denken, dafs die letzteren, wie SCHIFFS hypothetische ästhesodische und kinesodische Substanz, eben nur leitungsfähig, selbst aber nicht reizbar wären, ist kaum gestattet, seit man diese Anschauung für alle andern ihr dereinst unterworfen gewesenen Nervengebiete hat aufgeben müssen (s. o. p. 25). Bezüglich der weiteren Frage endlich, auf welchen Abschnitt der nervösen Reflexapparate des Rückenmarks die Hemmungsmechanismen ihren herabstimmenden Einflufs ausüben, ob auf die peripheren Endorgane der sensibeln Nerven oder auf die zentralen Verbindungsglieder der sensibeln und motorischen Nerven, hat sich SETSCHENOW[1] zu gunsten der zweiten Eventualität entschieden,

[1] SETSCHENOW, *Mélanges biologiques*, St. Pétersb. 1875. T. IX. p. 458.

seit ihm nachzuweisen gelang, daſs nicht bloſs diejenigen Reflexe, welche durch Reizung der sensibeln Nervenenden in der Haut, sondern auch diejenigen, welche durch Reizung der sensibeln Nervenstämme selbst ausgelöst werden, unter den angegebenen Umständen einer Hemmung unterliegen. Die wahrscheinlichste hypothetische Auslegung des Faktums wäre nach ihm also die, daſs die Hemmungsfasern zu Ganglienzellen gehen und durch Einwirkung auf diese den Übertragungsvorgang erschweren.

Die neuen Thatsachen, welche SETSCHENOW kennen lehrte, fanden bald allerorts Anerkennung[1], und auch darin herrscht gegenwärtig ziemlich allgemeine Übereinstimmung, daſs ein besonderes System von Reflexhemmungsfasern mit den im Rückenmark befindlichen Reflexapparaten Verbindungen eingehe. Widersprüche, und wie uns scheinen will, berechtigte Widersprüche, sind indessen erhoben worden gegen die Existenz spezifischer Zentralorgane für jene Hemmungsfasern, der Hemmungszentren SETSCHENOWS. In dieser Richtung ermittelte zunächst HERZEN[2] unter SCHIFFS Leitung, daſs nicht allein Reizung der von SETSCHENOW bezeichneten Hirnpartie, sondern jede heftige Reizung irgend einer beträchtlichen Partie des zentralen oder auch des peripheren Nervensystems das Reflexvermögen im ganzen Organismus herabzusetzen vermag, und versuchte das vorliegende Beobachtungsmaterial in andrem Sinne als SETSCHENOW einem von SCHIFF aufgestellten Prinzipe gemäſs zu deuten. Nach demselben erklärt sich die Erhöhung des Reflexvermögens bei Wegfall einer gröſseren Partie des Zentralnervensystems, z. B. nach Dekapitation, aus einer Reduktion des Irradiationsgebiets für den sensiblen Reiz, welcher seinerseits nunmehr energischer auf die noch übrig gebliebenen Abschnitte einwirke, die Depression des Reflexvermögens bei starker Reizung gröſserer Partien des Nervensystems aus einer durch letztere verursachten Abschwächung der Empfänglichkeit für die geringeren Reize, welche den Reflex vermitteln. Das SCHIFFsche Prinzip wird aufzugeben sein. Denn es wäre nur haltbar, wenn wir den Bewegungsvorgang der thätigen Nervensubstanz etwa einem Flüssigkeitsstrome in verzweigten Röhren, also einem Fortschreiten ponderabler Massenteilchen, vergleichen dürften. In diesem Falle wäre freilich nicht zu bezweifeln, daſs die disponible Triebkraft zunehmen müſste, eine je gröſsere Zahl von Ableitungswegen derselben verschlossen würde. Der Leitungsvorgang in der Nervenfaser ist jedoch, wie die allgemeine Nervenphysiologie lehrt, ein Auslösungsprozeſs, bei welchem die disponible Kraft immer nur von Querschnitt zu Querschnitt frei wird und ihrer Intensität nach ganz

---

[1] Sehr interessante Beispiele von Bewegungshemmung s. b. LEWISSON, *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1869. p. 255.

[2] HERZEN, *Expér. sur les centr. modér. de l'action refl.* Turin 1864.

unabhängig ist von der geometrischen Gestaltung der Bahn. So wenig als die Verbrennungswärme eines Pulverfadens, der zu einer Sprengmine führt, ansteigt, wenn er von letzterer getrennt wird, so wenig wächst auch die Energie des nervösen Leitungsvorgangs, wenn die ihm offenstehenden Wege verkürzt oder seine Zielpunkte vernichtet werden. Unbefriedigend ist auch die Deutung der Reflexdepression durch Überreizung beziehungsweise Ermüdung der Zentralorgane. Hiergegen spricht sehr entschieden die Erfahrung, daſs auch schwache Reize von kurzer Dauer reflexhemmende Wirkungen von groſser Intensität ausüben können. Das SCHIFFsche Erklärungsprinzip aber beiseite gelassen, so bleibt immerhin noch die wichtige Beobachtung HERZENS bestehen, daſs nicht bloſs bestimmte Teile des Gehirns, sondern alle Teile des Nervensystems ohne Ausnahme die Fähigkeit besitzen, eine Depression des Reflexvermögens herbeizuführen. Es fragt sich nur, wie diese allgemein[1] und nachträglich auch von SETSCHENOW als richtig anerkannte Thatsache zu verstehen ist. SETSCHENOW[2] hat derselben durch eine Erweiterung seiner Theorie gerecht zu werden versucht und schränkt demgemäſs das Vorkommen besonderer Hemmungszentren nicht mehr auf bestimmte Abschnitte des Gehirns ein, sondern denkt sich solche auch innerhalb des Rückenmarks angebracht, GOLTZ dagegen benutzt die nämliche Thatsache als Handhabe, um die Existenz besonderer Reflexhemmungszentren überhaupt in Abrede zu stellen. Wie SETSCHENOW erkennt auch er die Notwendigkeit von Fasern im Rückenmark an, welche den einzelnen Reflexmechanismen bewegunghemmende Impulse zutragen; darin nur weichen die Ansichten beider erheblich auseinander, daſs GOLTZ diese Fasern nicht von besonderen eignen Ursprungszentren, sondern von den Reflexzentren des Marks und des Gehirns selbst ausgehen läſst. Jedes einzelne Reflexzentrum entsendet hiernach während seiner Aktion zu allen andern Impulse, welche bis zu einem gewissen Grade verhindern, daſs auch diese in Thätigkeit geraten könnten. Die Reflexdepression, welche SETSCHENOW, HERZEN u. a. bei direkter oder reflektorischer Reizung bestimmter Zentralteile erhalten haben, erklärt sich daraus, daſs diese Regionen ebenfalls Reflexzentren bergen, deren Erregung die gleichzeitige der andern erschwert, der reflexsteigernde Einfluſs der Dekapitation daraus, daſs hierbei eine Anzahl in fortwährender Erregung befindlicher Reflexzentren beseitigt wird. Kurz gesagt, es ist die GOLTZsche Hypothese lediglich eine physiologische Fassung der alltäglichen Erfahrung, daſs in unserm Zen-

---

[1] SETSCHENOW, *Neue Vers. am Hirn u. Rückenmark.* Berlin 1865. p. 32. — NOTHNAGEL, *Arch. f. pathol. Anat.* 1870. Bd. XLIX. p. 267. — GOLTZ, *Beitr. z. Lehre v. d. Funct. d. Nervencentr. d. Frosches.* Berlin 1869. p. 48. — FREUSBERG, PFLUEGERs *Arch.* 1874. Bd. IX. p. 385, u. 1875 Bd. X. p. 174.

[2] SETSCHENOW, *Über d. elektr. u. chem. Reiz der sensiblen Rückenmarksnerven.* Graz 1868. p. 41.

nervensystem zwei verschiedenartige Thätigkeiten nicht ohne enseitige Störung nebeneinander bestehen können. Ebenso wie angestrengte geistige und körperliche Arbeit gegenseitig ausliefsen, ebenso erschwert die Thätigkeit eines Zentrums für eine skelgruppe diejenige eines zweiten Zentrums für eine andre skelgruppe, und zwar deshalb, weil alle Nervenzentren unterander in leitender Verbindung stehen und jedes für das andre Hemmungszentrum ist, analog dem Ursprungszentrum des Vagus, lches ein Hemmungszentrum darstellt für das im Herzen selbst egene motorische. Welche der beiden hier entwickelten Hyposen den Vorzug verdient, lassen wir unerörtert. Eine Entscheig wird erst dann zwischen ihnen mit Sicherheit erfolgen können, nn die Natur des hemmenden Einflusses selbst unserm Verständse näher gerückt, d. h. besser als jetzt definiert sein wird. genwärtig haben wir uns damit zu begnügen, das Gesetz, nach lchem die periphere Reizung sensibler Nerven statt einer Reflexvegung eine Reflexhemmung zur Folge hat, festzustellen. Prüft n in dieser Absicht die zahlreich vorliegenden Einzelbeobachtun, so gelangt man zu folgender von hypothetischem Beiwerk glichst freier Formulierung desselben: Die Auslösung eines stimmten Reflexmechanismus erfolgt notwendig auf flektorischem Wege, wenn die ihm engstverbunden, meist in gleichem Niveau mit den in Bewegung gezten motorischen Apparaten entspringenden sensibeln rven, die Hemmung seiner Aktion, wenn irgend welche dre sensible Nerven peripher gereizt werden.

Andre Fassungen für das Gesetz der Reflexhemmungen rühren von NDT und von FREUSBERG[1] her, tragen indessen entweder nicht allen uns annten Thatsachen Rechnung, oder lehnen sich allzusehr an Hypothesen deren absolute Gültigkeit noch zu erweisen ist. Eine der bequemsten Erterungen des fraglichen Gesetzes bietet sich in dem sogenannten Quacksuch von GOLTZ dar. Beraubt man einen männlichen Frosch seiner Grofshemisphären, so ruft jede sanfte Berührung der Rückenhaut zwischen beiden ulterblättern die koordinierte Muskelbewegung hervor, durch welche der n Tiere eigentümliche Stimmlaut gebildet wird. Die Tastnerven der betrefden Hautregion sind es also, welche in unmittelbarer Beziehung zu dem torischen Zentrum der bei der Stimmbildung beteiligten Muskulatur stehen. ührt man die Rückenhaut des Frosches dagegen nicht sanft streichelnd, dern reibt dieselbe, so bleibt der sonst regelmäfsig eintretende Effekt ganz , und das gleiche negative Ergebnis ist zu konstatieren, wenn man kurz oder gleichzeitig mit der in richtiger Weise ausgeführten Berührung der ckenhaut die Hinterpfote des Frosches irgendwie durch Kneipen oder durch schnürung reizt. Entsprechend dem oben aufgestellten Gesetze sind aber den beiden letzten Fällen aufser den eigentlichen Tastnerven der Rückent andre mitgereizt worden, welche teils neben den die Berührungsempfin-

[1] W. WUNDT, *Grundz. d. physiol. Psychologie.* Leipzig 1873. p. 185. — FREUSBERG LÜGERS *Arch.* 1875. Bd. X. p. 191.

dung vermittelnden Tastnerven zum Hautorgane ziehen, teils ganz entfernt liegenden Hautregionen angehören.

Noch eines zweiten Umstandes mufs hier in kürze gedacht werden, der bei einer früheren Gelegenheit (p. 28) erwähnten, von Fodéra zuerst wahrgenommenen, sodann von Brown-Séquard und Schiff[1] selbständig wiederentdeckten und näher erforschten Hyperästhesie, welche nach Durchschneidung gewisser Markteile auf der dem Markschnitte entsprechenden Körperseite eintritt und sich darin äufsert, dafs selbst leichte Berührungen der Hautoberfläche, gegen welche sich das normale Tier ganz indifferent verhält, heftige Reaktionsbewegungen auslösen, gerade so, als ob jene Berührungen schmerzhaft empfunden würden. Ja wir dürfen sogar mit Bestimmtheit die Existenz wirklicher Schmerzempfindungen voraussetzen, weil eine pathologische Beobachtung an einem Menschen vorliegt[2], bei welchem während des Lebens eine in gleicher Weise modifizierte Hautempfindlichkeit bestand und die Sektion eine halbseitige Markdurchtrennung nachwies. Den älteren Angaben von Brown-Séquard und Schiff gemäfs entsteht die Hyperästhesie nach sehr verschiedenartigen Markverletzungen, am sichersten nach Durchschneidung der Hinterstränge oder einer ganzen Markhälfte, zuweilen auch nach Durchschneidung der Vorderstränge, oder selbst dann, wenn sich nur irgendwo am blofsgelegten Mark ein Teil weifser Substanz bruchartig aus einer Öffnung der Rückenmarkshäute vordrängt (Schiff). Nach späteren Mitteilungen von Woroschiloff[3] käme hingegen der reinen Hinterstrangdurchtrennung der beschriebene Erfolg nicht zu, wohl aber aufser der Durchtrennung einer ganzen Markhälfte auch noch derjenigen eines bestimmten Abschnitts der Seitenstränge. Ein erschöpfendes Verständnis der fraglichen Erscheinung ist leider noch nicht gewonnen. Für die Beurteilung derselben sind folgende Thatsachen von Wichtigkeit. Die Hyperästhesie betrifft nicht immer ausschliefslich die hinter dem Markschnitt gelegenen Körperteile, sondern häufig auch die vor demselben befindlichen; sie ist ferner in der Regel nicht unmittelbar nach der Durchschneidung zu konstatieren, sondern bildet sich kürzere oder längere Zeit darauf allmählich aus und nimmt nach einiger Zeit wieder ab; sie fehlt endlich stets bei Säugetieren nach querer Durchtrennung des ganzen Marks. Mit Recht schliefst Schiff aus diesen Thatsachen, dafs nicht, wie Brown-Séquard und auch Woroschiloff[4] wollen, die Trennung des Zusammenhangs gewisser Markteile an sich, durch Beseitigung erregunghemmender Elemente, die Hyperästhesie bedingt, sondern dafs infolge der Markverletzung ein Reizungszustand hervorgerufen wird, welcher sich mit dem Reizeffekt der auf sensibeln Bahnen anlangenden Impulse summiert und denselben somit notwendig über die Norm steigert. Schiffs weiteren Deduktionen zu folgen, vermögen wir indessen nicht, da dieselben enge an die zweifellos irrigen Vorstellungen einer ästhesodischen Substanz anknüpfen (s. o. p. 24).

Als Seitenstück zu der nach Markverletzung eintretenden Hyperästhesie betrachtet Brown-Séquard eine nach halbseitiger oder nach totaler Markdurchschneidung, oder alleiniger Durchschneidung der Hinterstränge, oder auch nach blofsen Erschütterungen des Schädels häufig von ihm beobachtete Neigung der Tiere (Meerschweinchen) zu Konvulsionen, welche sich von epileptischen Anfällen nur durch die Erhaltung des Bewufstseins unterscheiden sollen. Es hat dieser Zustand den Namen der Hyperkinesie erhalten. Eine bestimmte Erklärung dafür gibt es nicht; höchst wahrscheinlich ist ein Reizungszustand der *medulla oblongata* die nächste Ursache jener Krämpfe.

---

[1] Fodera, s. b. Longet, *Traité de physiologie.* Paris 1869. Vol. III. p. 341. — Brown-Séquard, *Experimental and clinical researches on the physiology* etc. Richmond 1855. — Schiff, *Lehrb. d. Physiol.* Lahr 1858—59. p. 274.

[2] W. Mueller, *Beitr. z. pathol. Anat. d. menschl. Rückenmarkes.* Leipzig 1871, u. Leyden, *Klinik d. Rückenmarkskrankheiten.* Berlin 1874. Bd. I. p. 99.

[3] Woroschiloff, *Arb. a. d. physiol. Anst. zu Leipzig.* p. 138 u. 149.

[4] Woroschiloff, a. a. O. p. 139.

Aufser den eben erörterten nervösen Einflüssen sind aber auch noch eine ganze Anzahl chemischer Agenzien bekannt, welche das Reflexvermögen des Rückenmarks in hohem Grade zu ändern vermögen. Herabgesetzt wird dasselbe nach den Untersuchungen von USPENSKI durch einen Überschufs von Sauerstoff im Blute, wie er z. B, durch eine sehr frequente künstliche Atmung hergestellt werden kann. Welche Eigenschaften dieses zu den ersten Lebensbedürfnissen gehörige Gas zu einer solchen deprimierenden Wirkung befähigen, ist unsicher. Einerseits könnte ein Übermafs von Sauerstoff den Erregungsvorgang innerhalb der Reflexmechanismen direkt mäfsigen — nach den Experimenten P. BERTS[1] führt eine erhebliche Steigerung des Sauerstoffvorrats im Blute, welche jederzeit durch Einatmung reinen Sauerstoffs unter mehrfachem Atmosphärendruck erreicht werden kann, sogar den Tod herbei — anderseits könnte ein Überschufs des betreffenden Gases eine schnellere Oxydation gewisser als Nervenreize wirkender Stoffwechselprodukte bedingen und somit indirekt durch Beseitigung von Erregungsursachen zur Abschwächung des Erregungsvorgangs beitragen. Weiterhin werden als reflexdeprimierende Stoffe die Kali-Salze (Bromkali) und das Chinin genannt. Gesteigert wird das Reflexvermögen durch eine ziemlich grofse Reihe giftiger Alkaloide, insbesondere aber durch Strychnin und das im Opium enthaltene Morphin. Werden diese Stoffe in den Kreislauf gebracht und gelangen sie auf demselben zum Rückenmark, so erhöhen sie die Erregbarkeit der Reflexmechanismen daselbst in solchem Grade, dafs die schwächsten Reize die heftigsten Bewegungen auslösen, und zwar kontrahieren sich nicht nur diejenigen Muskeln reflektorisch, welche auch bei nicht vergifteten Tieren durch den gleichen Reiz in Thätigkeit versetzt werden würden, sondern die Reflexerregung irradiiert auf eine weit gröfsere Anzahl von Muskeln, ja bei gewissen Graden der Intoxikation geraten auf leise, beschränkte Reize alle vom Rückenmark versorgten Muskeln des Rumpfes und der Extremitäten in Reflexkrämpfe. Die Angriffsstelle der fraglichen Stoffe ist jedenfalls im Zentralorgan zu suchen, und zwar in Elementen desselben, welche sich qualitativ von Nervenfasern unterscheiden, wahrscheinlich also in den Ganglienzellen der grauen Substanz. Der Beweis dafür liegt in der Thatsache, dafs nach Durchschneidung eines beliebigen Extremitätennerven alle in dem von ihm versorgten Körpergebiete eben noch vorhandenen Krampfbewegungen sofort verschwinden und auch niemals mehr wiederkehren. Die peripheren Nervenfasern und ebensowenig die ihnen gleichzustellenden zentralen können folglich nicht die Ausgangsstätten des Strychnin- oder Morphinkrampfs bilden.

---

[1] P. BERT. *Cpt. rend.* 1872. T. LXXV. p 29, 88, 491, 543; 1873. T. LXXVI. p. 443, 578, 1276; 1493, T. LXXVII. p. 531. — Vgl. dies Lehrb. Bd. I. p. 340.

In betreff der Wirkung des Strychnins auf die Zentralorgane ist noch hervorzuheben, daſs dasselbe in erster Reihe und in höchstem Grade die *medulla oblongata* ergreift, dann erst allmählich seine Wirkung von oben nach unten über das Rückenmark ausbreitet. Die vorzugsweise Vergiftung der *medulla oblongata* erklärt auch die Allgemeinheit der Reflexkrämpfe auf die beschränktesten sensibeln Reize, wie bei der speziellen Betrachtung dieses Hirnabschnitts bewiesen werden soll. Die reflexerhöhende Wirkung des Opiums ist geringer als die des Strychnins, es folgt auf dieselbe rascher eine allgemeine Lähmung der Zentralapparate; ebenso, nur in noch geringerem Grade wirkt der Alkohol und Äther. Eine genauere Definition der Wirkungsweise dieser Gifte auf die Zentralapparate des Nervensystems ist begreiflicherweise zur Zeit noch unmöglich; wir haben keine Ahnung von der Art der Veränderung, welche dieselben in den Ganglienzellen hervorbringen. Da eine Erhöhung der Reflexthätigkeit des Rückenmarks auch ohne direkte Änderung der in ihm selbst gelegenen Reflexapparate durch eine Beseitigung des vom Hirn ausgehenden tonischen Hemmungseinflusses möglich ist, hat MATKIEWICZ[1] nach SETSCHENOWS Methode den Einfluſs der genannten Gifte auf die fraglichen Hemmungsmechanismen im Hirn studiert. Daſs indessen die enorme Steigerung der Reflexe nach Strychninvergiftung unmöglich auf Rechnung des Wegfalles der Hemmung kommen kann, versteht sich im voraus. MATKIEWICZ fand, daſs Strychnin die Hemmungsmechanismen nicht alteriert, da er den Strychnintetanus durch chemische Reizung des Querschnitts der Sehhügel aufzuheben vermochte, dagegen schreibt er dem Opium eine lähmende Wirkung auf die Hemmungsorgane zu.

Auf diese Erfahrungssätze, sowie auf die Texturverhältnisse des Rückenmarks und endlich die Lehren der allgemeinen Nervenphysik haben wir nun eine Theorie der Reflexbewegung zu bauen, d. h. die Frage zu beantworten: auf welche Weise wird der Thätigkeitszustand der sensibeln auf motorische Fasern übertragen? Es ist bereits öfters angedeutet worden, daſs uns die Wahl zwischen zwei Annahmen bleibt. Entweder geschieht der Übergang innerhalb anatomisch gegebener Verbindungsbahnen durch anastomotische Vereinigungen der beiden Faserarten innerhalb des Marks und des Hirns, oder durch den Prozeſs der von VOLKMANN sogenannten Querleitung, d. h. dadurch, daſs der sonst allerorts dem Längenverlauf der Nervenröhren folgende Leitungsvorgang im Gehirn und Rückenmark auch in querer Richtung von einem benachbartliegenden Achsencylinder zum andren vor sich geht.[2]

Es hat eine Zeit gegeben, in welcher Physiologen wie VOLKMANN und LUDWIG der letzteren Annahme das Wort redeten und dem Gesetz der isolierten Längsleitung die Gültigkeit für die Zentralorgane des Nervensystems absprachen. Indessen ist es selbst ihnen nicht gelungen, der auſserordentlich groſsen Schwierigkeiten, welche diese Anschauungsweise in sich birgt, Herr zu werden. Sie hatten vor

---

[1] MATKIEWICZ, *Ztschr. f. rat. Med.* 1864. III. R. Bd. XXI. p. 230.

[2] Vgl. VOLKMANN, R. WAGNERS *Handwrtbch.* Bd. II. p. 528 u. 545. — C. LUDWIG, *Lehrb. d. Physiol.* I. Aufl. 1852. Bd. I. p. 139; *Ztschr. f. rat. Med.* 1854. N. F. Bd. V. p. 269. — R. WAGNER, *Neurol. Unters.* Göttingen 1854. p. 173. u. *Ztschr. f. rat. Med.* 1854. N. F. Bd. V p. 307.

allem zuzugeben, dafs die fragliche Querleitung nicht jede durch die Zentralorgane fortgepflanzte Leitung betreffen dürfe; die genaue Lokalisation unsrer Hautempfindungen ist nur möglich, wenn für jede in den einzelnen sensibeln Fasern erzeugte Erregung eine vollkommen isolierte Bahn bis zum zentralen Empfindungsapparat vorgebildet ist. Die Hypothese der Querleitung bedingt daher weiter die Annahme, dafs dieselben Fasern bald die Leitung isoliert erhalten, bald nicht, dafs irgend welche Umstände die ursprünglich vorhandene Isolation zeitweilig aufheben. Welcher Einflufs diese wunderbare Wirkung ausüben soll, ist nicht einmal vermutungsweise zu beantworten versucht. Volkmann bespricht zwar ausführlich die Umstände, welche den Prozefs der Querleitung begünstigen sollen; allein er zählt eben nur die Phänomene, welche vermeintlich allein durch Querleitung erklärlich sind, mit ihren Bedingungen auf, rechnet z. B. zu den begünstigenden Umständen das Fehlen des Willenseinflusses, die Narkose u. s. w. Dafs dies keine Erklärung der Ursachen der Querleitung ist, liegt auf der Hand. Zahlreiche andre Bedenken gegen die Querleitungshypothese übergehen wir mit Stillschweigen, da dieselbe gegenwärtig kaum mehr einen Vertreter aufzuweisen hat, Physiologie und Histologie aber zwar noch keine absolut entscheidenden Beweisgründe, immerhin jedoch sehr beachtenswerte Bürgschaften beigebracht haben, um dem zuerst von Marshall Hall, Grainger und Spiess verteidigten Prinzip eines kontinuierlichen anatomischen Zusammenhangs der verschiedenen an der Körperperipherie gesondert verlaufenden Fasersysteme alleinige Geltung zu verschaffen. Die histologischen Ermittelungen über das Eindringen echter Achsencylinder der vorderen Wurzelfasern in die multipolaren Ganglienzellen der Vorderhörner, der Kleinhirnseitenstränge in diejenigen der Clarkeschen Säulen (s. o. p. 14), die Gestalt der zentralen Ganglienzellen mit ihren zahlreichen verästelten Fortsätzen, die von verschiedenen Beobachtern wahrgenommene Auflösung der übrigen in das Markgrau eindringenden Nervenröhren in feinste Achsenfibrillennetze: alles dies drängt darauf hin, den multipolaren Ganglienzellen des Markgraus die Bedeutung von Elementarorganen zuzuerkennen, deren nächste Aufgabe es ist, von verschiedenen Punkten der Körperoberfläche zu den Zentralorganen des Nervensystems gelangte Nervenröhren anatomisch zusammenzuschliefsen. Das grofse Verdienst, der hier befürworteten Auffassung nicht nur Bahn gebrochen, sondern in dem Bewufstsein der Physiologen für alle Zeit einen schwer erschütterbaren Standpunkt erobert zu haben, gebührt aber vor allen andern R. Wagner, der mit feinem Scharfblick den Wert des vielfach angefeindeten Hallschen Gedankens erkannte und auf Grund genauerer histologischer Erkenntnis des Rückenmarksbaus in gangfähige Münze umprägte.

In ihrer ursprünglichen Form ist die HALLsche Hypothese allerdings ganz unhaltbar. Ausgehend von der Überzeugung, dafs einerseits die Nervenleitung nur innerhalb kontinuierlich zusammenhängender Nervenbahnen vor sich gehen könne, die Reflexbeziehung zwischen hinteren und vorderen Wurzeln daher nur durch anatomische Verbindungen beider möglich sei, anderseits von der Anschauung beherrscht, dafs dieselben Fasern nicht gleichzeitig zur Übermittelung bewufster Empfindungen und willkürlicher Bewegungsantriebe und wiederum von Reflexvorgängen dienen könnten, gelangte M. HALL zu der Annahme eines besonderen, lediglich für die reflektorischen Funktionen bestimmten „excito-motorischen Fasersystems.“ Es entspringen nach HALL an allen Punkten der Peripherie, von welchen aus Reflexbewegungen hervorgerufen werden können, neben den sensibeln Fasern besondere „excitierende“ Fasern, welche mit ersteren durch die hinteren Wurzeln das Rückenmark betreten, hier aber nicht wie jene zum Gehirn aufsteigen, sondern kontinuierlich in motorische Fasern übergehen. Letztere, die reflexmotorischen, verlassen in Gemeinschaft mit den willkürlich motorischen Fasern durch die vorderen Wurzeln das Mark und endigen in den Muskeln. Ein Reiz, auf die excitierenden Fasern appliziert, erweckt demnach eine Erregung, welche zentripetal geleitet, unmittelbar wieder zentrifugal zu den Muskeln geführt wird und deren Reflexzuckungen auslöst. So gefafst ist die HALLsche Hypothese leicht zu widerlegen. Aufser dem Vorwurf, dafs sie sich nicht auf anatomische Beobachtungen stütze, ist ihr der Umstand, dafs sie für das faktische Ausbleiben der Reflexbewegung unter dem Willenseinflufs keine Erklärung zulasse, geradezu verderblich. Denkt man sich indessen die zentrifugal- und zentripetalleitenden Nervenfasern nicht wie M. HALL direkt ineinander umbiegend, sondern läfst man dieselben, wie R. WAGNER, in ein gemeinsames Reservoir gleichsam ausmünden, die Ganglienzelle, welche ganz wohl befähigt ist, auch noch andre, den Willensimpuls z. B. herableitende Nervenbahnen in sich aufzunehmen, so fallen die hervorgehobenen Schwierigkeiten fort, wie sogleich näher ausgeführt werden soll.

Alle Impulse, welche die Thätigkeit der motorischen Fasern im lebenden normalen Körper auslösen sollen, möge ihre primäre Ursache nun aus einem peripheren Reflex- oder einem zentralen Willensreiz bestehen, müssen zuvor den Leib einer multipolaren Ganglienzelle durchsetzt haben. Diesem anatomisch sichergestellten nicht weiter diskutierbaren Faktum schliefsen sich gewisse Erfahrungen, welche nach physiologischen Methoden über die Natur des nervösen Leitungsvorgangs im Gehirn und Rückenmark gewonnen sind, zwanglos an. Das einzige Mittel, den letzteren direkt zu studieren, ist uns seit den denkwürdigen Arbeiten von HELMHOLTZ in der Bestimmung seiner Geschwindigkeit gegeben. Wie grofs dieselbe in den peripheren Nervenstämmen ist, und die Art und Weise ihrer experimentellen Darlegung haben wir schon früher besprochen (Bd. I. p. 659); gegenwärtig handelt es sich darum, die nach gleichen Methoden gewonnenen Zahlenergebnisse für die **Geschwindigkeit des zentralen Leitungsvorgangs** kennen zu lernen.

Die ersten hierher gehörigen Messungen rühren von HELMHOLTZ[1] selbst her und belehren uns darüber, dafs das Zeitintervall zwischen

---

[1] HELMHOLTZ, *Monatsber. d. Kgl. preuss. Akad. d. Wiss. zu Berlin.* 1854. p. 332.

Reiz und Muskelzuckung beim Frosche viel beträchtlicher ausfällt, wenn die letztere durch Reizung eines sensiblen Nerven auf reflektorischem Wege, als wenn sie auf direktem Wege durch Reizung der motorischen Nerven selbst ausgelöst worden ist. Die Differenz kann $^1/_{30}$ — $^1/_{10}$ Sekunde und mehr betragen. Die Nervenleitung erfährt demnach in den Zentralorganen eine sehr erhebliche Verzögerung. Fragen wir, wodurch dieselbe bedingt sein kann, so ist entschieden nicht daran zu denken, daſs sie durch die bei einem so kleinen Tiere wie der Frosch absolut nicht ins Gewicht fallende Verlängerung der Leitungsbahn verursacht sein könne. Es bleibt demnach zu ihrer Erklärung nur noch die Annahme übrig, daſs die Materie des Achsencylinders eine qualitative Veränderung innerhalb der Zentralorgane erleidet, und welche bessere Begründung dieser physiologischen Folgerung kann verlangt werden, als der sicher konstatierte Übergang des motorischen Achsencylinders in eine optisch, somit auch chemisch differente Substanz, das Protoplasma der multipolaren Ganglienzelle?

Die Ausbeutung des von HELMHOLTZ geschaffenen Angriffspunktes, durch welchen ein näheres Eindringen in die Mechanik des Rückenmarks in den Bereich der Möglichkeit gerückt war, ist von verschiedenen Seiten her unternommen worden.[1] Unter den hierbei gewonnenen Aufschlüssen ist an erster Stelle zu erwähnen der von ROSENTHAL ermittelte Satz, daſs die Länge der Reflexzeit wesentlich mitbedingt wird durch die Stärke des auslösenden Reizes, und zwar bei schwachen Reizungen erheblicher als bei starken. Vergleichbare und konstante Messungsergebnisse lassen sich also nur erzielen, wenn man sich maximaler den minimalen Grenzwert der Reflexzeit gebenden Reizungen bedient. Im übrigen folgen wir der durch ihre Ausführlichkeit ausgezeichneten Darstellung WUNDTs, dessen Untersuchungen an das PFLUEGERsche Gesetz von dem dreiörtlichen Erscheinen der Reflexbewegungen anknüpften und an Fröschen, bei denen durch Entfernung des Groſshirns und durch eine sonst bedeutungslose Vergiftung mit äuſserst geringen Quantitäten Strychnin das Stattfinden einer prompten Reflexaktion gesichert war, die zeitlichen Verhältnisse der Reflexbewegung des Unterschenkels feststellten, erstens wenn die gleichseitig in derselben Höhe mit den motorischen Wurzeln des *n. cruralis* vom Rückenmark abgehenden sensibeln Wurzeln durch einen Induktionsschlag gereizt wurden, WUNDTs gleichseitige Reflexerregung, zweitens wenn dieselben Wurzeln auf der entgegengesetzten Seite des Marks elektrisiert wurden, WUNDTs quere Reflexerregung,

---

[1] I. ROSENTHAL. *Ber. d. Erlanger naturw. Ges.* Febr. 1873; *Monatsber. d. Kgl. preuſs. Akad. d. Wiss.* 1873. p. 104, 1875. p. 419. — S. EXNER, PFLUEGERs *Arch.* 1874. Bd. VIII. p. 526. — E. CYON, *Bull. de l'Acad. des sciences de St. Pétersb.* 1874. T. XIX. p. 394. — W. WUNDT, *Unters. z. Mechanik d. Nerven u. Nervencentren.* II. Abth. Stuttgart 1876. p. 14 u. fg.

endlich, wenn die Reflexbewegung von dem *plexus brachialis* der gegenüberliegenden Seite ausgelöst wurde, also bei Reflexleitung in der Höhenrichtung des Rückenmarks, welche nach dem PFLUEGERschen Gesetze eben nur durch Vermittelung der *medulla oblongata* von statten geht. Nach Abzug des Zeitintervalls, welches der periphere Leitungsvorgang im Nervenstamm bis zum Beginn der Muskelzuckung für sich in Anspruch nimmt, fand sich die eigentliche Reflexzeit für die erste Kategorie der Reflexbewegungen = 0,008 bis 0,015 Sek., ein Resultat, welches genau mit den Messungsergebnissen E. CYONS übereinkommt, welcher die Reflexzeit bei Fröschen auf 0,008 bis 0,019 Sek. angibt. Für die quere Reflexerregung stellte sich die Gröfse der Reflexzeit durchschnittlich um 0,004 Sek. höher heraus, um weniger als den gleichen Betrag erwies sich dagegen die dritte Kategorie der Reflexbewegungen relativ zur zweiten verzögert. Aus diesen Zahlen lassen sich einige sehr bemerkenswerte Schlüsse ziehen. Erwägt man, dafs der Abstand zwischen *medulla oblongata* und Ursprung des *plexus lumbalis* aus dem Marke, bei grofsen Fröschen etwa 4 cm, den im günstigsten Falle 3—4 mm betragenden Querdurchmesser des letzteren bedeutend übertrifft, so folgt aus den mitgeteilten Zeitwerten unabweislich, dafs der Reflex durch die Querleitung verhältnismäfsig viel erheblicher als durch die Längsleitung verzögert wird. Setzen wir die Leitungsgeschwindigkeit im peripheren Froschnervenstamme rund auf 26 m in der Sekunde an (vgl. Bd. I. p. 664), so würde die bei der Querleitung stattfindende Verzögerung um 0,004 Sekunden einer peripheren Nervenstrecke von 10 cm Länge äquivalent sein, während die wirkliche Bahnlänge höchstens 3—4 mm lang, also um das 25—30fache kürzer ist, diejenige der Längsleitung aber schon gedeckt sein, wenn die Markbahn von 4 cm nur durch einen $2^1/_2$ mal so langen Nervenstrang mit den Leitungseigenschaften der peripheren Nervenfasern ersetzt wäre. Mittels welcher Rechnungsart WUNDT[1] zu dem Satze gelangt ist, dafs die Längsleitung im Rückenmark und die Leitung im peripheren Nervenstamme mit gleich grofser Geschwindigkeit vor sich ginge, mufs dahingestellt bleiben. Bestätigen sich die thatsächlichen Angaben WUNDTS, so würden wir nur zu denken haben, dafs die Querleitung durch Elemente bedingt werde, welche qualitativ sehr erheblich von der nervösen Substanz der peripheren Nervenstämme differierten, also, wie am nächsten liegt, durch anastomosierende Fortsätze der multipolaren Ganglienzellen. Hinsichtlich der Längsleitung im Marke würden sie die Anschauung begünstigen, dafs hierbei den peripheren Nervenfasern verwandtere Gebilde in Funktion träten, also etwa markhaltige intermediäre

---

[1] WUNDT, a. a. O. p. 42.

Kommissurenfasern zwischen *medulla oblongata* und *medulla spinalis*.

Es ist jedenfalls von Interesse zu prüfen, inwiefern Versuche am Menschen die am Frosche gewonnenen Resultate bekräftigen. Unter den wenig zahlreichen Formen von Reflexbewegungen, welche dem zeitmessenden Experimente in diesem bestimmten Falle eine Anknüpfung geboten haben, nehmen diejenigen der Pupillenkontraktion und des Lidschlusses bei Lichteinfall in das Auge den hervorragendsten Platz ein. Der Pupillarreflex ist zuerst von DONDERS[1] und ARLT, sodann mit Aufwand großer Sorgfalt durch v. VINTSCHGAU[2], der Orbicularisreflex bisher allein von EXNER[3] zeitlich bestimmt worden. DONDERS konstatierte zunächst, daſs die auf Beleuchtung des einen Auges doppelseitig erfolgende Pupillenkontraktion beim Menschen in beiden Augen gleichzeitig beginnt, und bestimmte sodann in Gemeinschaft mit F. ARLT, wieviel Zeit zwischen dem durch ein graphisches Signal markierten Lichteinfall in ein Auge und der für einen andern sichtbar werdenden Pupillenkontraktion im zweiten Auge verfließt. Als Mittelzahl ergab sich ein Wert von 0,492 Sekunden. Nach v. VINTSCHGAU würde derselbe jedoch nur auf 0,30 — 0,33 Sekunden zu veranschlagen sein. Welche von diesen beiden keineswegs unbeträchtlich voneinander abweichenden Zahlen man nun aber auch zur Rechnungsgrundlage wählen möge, die eigentliche Reflexzeit kann aus keiner derselben durch Abzug der peripheren Leitungszeit in Opticus und Oculomotorius hergeleitet werden, weil wir nicht wissen, ein wie großes Zeitintervall bei einem glatten Muskel (*sphincter pup.*) beansprucht wird, um nervöse in muskuläre Thätigkeit zu verwandeln. Diese Schwierigkeit bietet der von EXNER untersuchte Reflexvorgang des Lidschlusses bei elektrischer Reizung der Cornea nicht, weil der zuckende Orbicularis ein quergestreifter Muskel ist, dessen Kontraktionslatenz (Stadium der latenten Reizung s. Bd. II. p. 61) wenigstens annähernd geschätzt werden kann. Reizmoment und Beginn des Lidschlusses wurden beide auf einer mit bekannter Geschwindigkeit rotierenden berußten Trommel graphisch verzeichnet und aus der Distanz der erhaltenen Marken mit Berücksichtigung der Rotierungsgeschwindigkeit das zwischen beiden liegende Zeitintervall im mittel für schwache Reizung auf 0,0662 Sek., für starke auf 0,0578 Sek. befunden, Schwankungen, welche wahrscheinlich nicht der eigentlichen Reflexzeit, sondern der latenten Zuckungszeit zur Last fallen. Um die erstere möglichst rein zu erhalten, muſs von derselben nicht nur die zweite, sondern auch noch das Zeitintervall in Abzug gebracht werden, welches während der Leitung in den peripheren Reflexbahnen des Trigeminus und Facialis (Empfindungsnerv der Cornea und Bewegungsnerv des *orbicularis oculi*) zwischen Auge und Spitze des *calamus scriptorius* der Rautengrube verstreicht. EXNER nimmt das Stadium der latenten Muskelreizung bei dem warmblütigen Menschen halb so groſs als beim Frosche an, also = 0,005 Sek. Die Leitungsgeschwindigkeit peripherer menschlicher Nerven setzt er = 62 m per Sek. und berechnet daraus die Leitungszeit in Trigeminus und Facialis, welche im vorliegenden Falle nach Messungen am Schädel beide zusammen eine Strecke von 35 cm repräsentieren, auf 0,0057 Sek. Die Summe beider berechneten Werte = 0,0107 von den direkt gefundenen subtrahiert, ergibt als eigentliche Reflexzeit bei starker Kornealreizung als Rest die Zahl 0,0471, während die Reflexzeit beim Frosche nur zwischen 0,008 bis 0,015 variiert. Dieses Miſsverhältnis ändert sich auch dann kaum merklich, wenn wir die periphere Leitungsgeschwindigkeit statt auf 62 m auf 33 m per

---

[1] DONDERS, *Nederl. Archief voor Genees- en Natuurkunde.* 1865. Bd. II. p. 106. — F. ARLT, ebenda. 1869. Bd. IV. p. 481; *Onderzoek.* etc. *d. Utrecht'sche Hoogeschool.* 1869. Bd. II. p. 402; *Arch. f. Ophthalm.* 1869. Bd. XV. Abth. 1. p. 294.

[2] v. VINSTCHGAU, PFLUEGERS *Arch.* 1881. Bd. XXVI. p. 324.

[3] S. EXNER, ebenda. 1874. Bd. VIII. p. 526.

Sekunde normieren (s. Bd. I. p. 664). In diesem Falle beträgt die Reflexzeit 0,0421 Sek. Die zentrale Leitung scheint also beim Menschen in noch höherem Grade als beim Frosche verzögert zu sein.

Sehr widerspruchsvoll lassen sich vorderhand noch die Ermittelungen über die sensible und die willkürlich-motorische Längsleitung im menschlichen Rückenmark an. Aufschlüsse über die letztere sind zu gewinnen, wenn man die Zeiten vergleicht, welche z. B. zwischen der Wahrnehmung eines Gehöreindrucks oder einer Lichtempfindung und der Signalisierung derselben durch eine Hand- oder eine Fufsbewegung verstreichen, über die erstere, wenn man die Zeiten vergleicht, welche zwischen einer Gefühlswahrnehmung am Fufse und an der Hand und einer Fingerbewegung vergehen. Die Differenzen kämen teils auf Rechnung des Längenunterschieds zwischen Arm- und Beinnerven, teils auf Rechnung des Längenunterschieds der Markbahnen, der Distanz zwischen Lumbal- und Cervikalanschwellung der Medulla. Der Wert des ersten Faktors ist bekannt, durch Abzug desselben von der ermittelten Gesamtdifferenz folglich der zweite zu berechnen. Exner[1] hat auf solche Weise die sensible Leitungsgeschwindigkeit im Marke = 8 m, die willkürlich-motorische = 11 bis 12 m gefunden, Zahlen andrer Beobachter gestatten indessen für die Markleitung viel gröfsere Geschwindigkeiten herauszurechnen, besonders dann, wenn man die Leitungsgeschwindigkeiten im peripheren Nervenstamme nicht wie Exner auf 62 m sondern richtiger auf 33 m per Sek. veranschlagt. So betrug in einem durch v. Wittich[2] mitgeteilten Versuche die Reaktionszeit vom Ohr zur Hand 0,179 Sek., vom Ohr zum Fufs 0,204, die Differenz beider Reaktionszeiten demnach 0,025 Sek. Die Handbewegung wurde ausgelöst durch Kontraktion des *flexor dig. prof.*, eines Vorderarmmuskels, diejenige des Fufses bestand in einer Beugebewegung des grofsen Zehs, wurde also durch den *flexor pollic.* am Unterschenkel bewirkt. Die Länge des *n. ischiadicus* von der Lendenanschwellung bis zur Wadenmitte = 1 m, diejenige des *n. ulnaris* von der Halsanschwellung des Marks bis zur Vorderarmmitte = 0,57 m, bedingt einen Längenzuwachs für die Ohr-Fufsleitung = 0,43 m mit einer Leitungsgeschwindigkeit von 0,013 Sek. Dieser Zeitwert abgezogen von der Differenz der beiden Reaktionszeiten gibt die Zahl 0,012 Sek. als Leitungsgeschwindigkeit für die 0,33 m lange Rückenmarksbahn, d. i. also die Geschwindigkeit von 26 m per Sekunde.

Nach diesen Erörterungen fassen wir unsre Ansicht von der Entstehung der Reflexbewegungen in folgenden Sätzen zusammen.

1. Die Reflexbewegungen entstehen dadurch, dafs Fasern, welche einen durch Erregung ihrer peripheren Enden gesetzten Thätigkeitszustand dem Rückenmark auf der Bahn der hinteren Wurzeln zuführen, irgendwie mit Ganglienzellen der grauen Substanz, von welchen motorische Fasern entspringen, in Verbindung treten. Die Substanz der Ganglienzellen vermittelt durch eine spezifische Aktion die Übertragung der nervösen Thätigkeit aus der zentripetalleitenden sensiblen Faser auf die zentrifugalleitende motorische. Jene zentripetalleitenden Fasern von den eigentlichen sensibeln als Reflexfasern im Sinne M. Halls zu sondern, liegt weder ein anatomischer noch ein physiologischer Grund vor. Dagegen müssen von den sensibeln Nervenbahnen getrennte Reflexbahnen innerhalb der Zentral-

[1] S. Exner, Pfluegers *Arch.* 1873. Bd. VII. p. 632.
[2] v. Wittich, *Arch. f. pathol. Anat.* 1869. Bd. XLVI. p. 476.

organe existieren, was in doppelter Weise erreicht sein könnte. Entweder könnten die sensibeln Fasern im Marke eine Teilung erfahren und einen Ast als Leiter zu den Empfindungsapparaten im Gehirn, den zweiten als Reflexweg zu den motorischen Ganglienzellen abgeben, oder die sensibeln Fasern könnten sich in Ganglienzellen inserieren und von diesen letzteren jene beiden hypothetischen Fasern als Fortsätze abtreten. Welche von diesen beiden Möglichkeiten dem wirklichen Sachverhalt entspricht, müssen zukünftige anatomische und physiologische Untersuchungen entscheiden. Die Annahme besonderer reflexmotorischer Fasern neben den willkürlich motorischen der vorderen Wurzeln wird durch nichts gefordert.

2. Die Übertragung der Thätigkeit einer sensiblen Faser auf eine Summe motorischer kann durch Vermittelung anastomotischer Ganglienzellenfortsätze oder auch dadurch geschehen, daſs die sensible Faser sich im Markgrau teilt und gleichzeitig mit mehreren Ganglienzellen in Verbindung tritt. Das gleiche gilt für die zentrifugalleitenden motorischen Hirnrückenmarksfasern, welche die Willensimpulse den Ursprungszellen der vorderen Wurzelfasern übermitteln. Der willkürliche Bewegungsakt ist in bezug auf das Rückenmark nichts Andres als ein Reflexakt, zu welchem kein peripherer, sondern ein cerebraler Erregungsvorgang den Anstoſs gibt, und die Kraft der willkürlichen Muskelaktion nicht allein abhängig von der Leistungsfähigkeit der Muskulatur, sondern wesentlich mitbedingt durch die Gröſse des Reizes, welchen die gangliösen Ursprungszellen der motorischen Wurzeln auf diese letzteren zu übertragen vermögen.

3. Die zentripetal anlangenden Impulse übertragen sich zunächst auf Motoren derselben Seite, weil diese direkt von den Ganglienzellen, in welche die excitierenden Fasern sich inserieren, entspringen; sie können sich aber auch auf Motoren der andren Seite fortpflanzen, weil diese Zellen durch die queren Kommissurenfasern mit den korrespondierenden Ganglienzellensystemen der andren Seite in Verbindung stehen.

4. Die Irradiation der Reflexe von den zunächst ergriffenen Motoren auf gröſsere Gruppen und sogar auf alle vom Rückenmark ausgehendenden Motoren erklärt sich am besten, wenn wir eine Kommunikation der verschiedenen motorischen Ganglienzellen untereinander annehmen. Es hängt die Verbreitungsweite der reflektorischen Übertragung teils von der Intensität der zentripetal herandringenden Impulse, teils von dem ab, was man sonst mit dem vagen Namen der „Stimmung“ der Reflexapparate bezeichnete, d. h. von dem Grade der Leitungsfähigkeit der Ganglienzellen und ihrer Kommunikationswege. Diese Leitungsfähigkeit kann durch verschiedene in ihrer Wirkungsweise gänzlich unbekannte Agenzien, wie z. B. die Einwirkung des Strychnins, so erhöht werden, daſs auch schwache Erregungsbewegungen mit

Leichtigkeit allseitig fortgepflanzt werden, während andre Momente das Leitungsvermögen herabsetzen, diese und jene Leitungswege gänzlich ungangbar machen können. Eine besondere Bedeutung für die Irradiation der Reflexe hat, wie schon erwähnt, das verlängerte Mark.

Woher Impulse, welche den reflexvermittelnden Ganglienzellen von verschiedenen Seiten her zugeführt werden, einander unter Umständen hemmen, vermögen wir nicht zu erklären. Die Idee einer Interferenz liegt nahe, ermangelt aber bisher aller thatsächlichen Begründung. Ebensowenig sind wir imstande die Thatsache zu deuten, dafs sensible Fasern ihren Aktionszustand wohl motorischen, niemals aber, wie das BELLsche Gesetz lehrt, motorische den ihren sensibeln mitzuteilen befähigt sind.[1]

Nur wenige Bemerkungen über die aufser den Reflexbewegungen noch angenommenen Reflexerscheinungen. *a.* Der Reflexbewegung stellt man eine Reflexempfindung gegenüber und deutet als Übertragung der Erregung von motorischen auf sensible Fasern die Anstrengungsschmerzen nach intensiver Muskelthätigkeit, die häufig zu beobachtenden Schmerzen in Gliedern, welche durch Muskelverkürzung verkrümmt sind. Es liegt auf der Hand, dafs in beiden Fällen Druck auf sensible Nerven durch die kontrahierten Muskeln eine weit wahrscheinlichere Ursache der Erscheinung ist, als der direkte Erregungsübergang innerhalb der Zentralorgane, sei es durch Querleitung oder Faseranastomosen. *b.* Als Mitbewegungen, Mitteilungen der Erregungen von motorischen an andre motorische Fasern, zählt man auf: das unwillkürliche Mitbewegen andrer Finger mit einem willkürlich flektierten, besonders des vierten mit dem dritten, die früher erwähnte Mitbewegung der Pupille bei Kontraktion des *rectus internus*, die Kontraktionen der Gesichtsmuskeln bei heftiger Anstrengung, z. B. dem Heben schwerer Gewichte. Es handelt sich, wie ECKHARD richtig bemerkt, um eine gleichzeitige Erregung verschiedener Bewegungszentren durch einen und denselben psychomotorischen Einflufs. Die Bedingung dazu ist natürlich in Kommunikationen der betreffenden Zentralapparate (Ganglienzellensysteme) zu suchen. *c.* Als Mitempfindungen bezeichnet man eine Menge bekannter Erscheinungen, z. B. das Gefühl des Schauderns über die ganze Haut, oder das eigentümliche Gefühl in den Zähnen beim Hören schriller unangenehmer Töne. Der Name Mitempfindung ist ganz richtig, die wahrscheinlichste Erklärung die, dafs der Erregungsvorgang eines Empfindungsapparats durch nervöse Verbindungsfasern auf benachbart gelegene andre Empfindungsapparate übertragen wird, und insofern könnten diese und ähnliche Erscheinungen besser zu den Irradiationen als zu den Reflexen gezählt werden.[2]

Die Vorstellung, nach welcher in multipolaren Ganglienzellen des Markgraus von verschiedenen Nervenbahnen aus ein Prozefs ausgelöst werden kann, welcher seinerseits nach Art eines Nervenreizes auf die von jenen Zellen abtretenden motorischen Fasern ein-

---

[1] Hypothesen zur Erklärung dieser beiden Punkte s. bei WUNDT, a. a. O. p. 113 u. fg. — E. CYON, *Mélanges biologiques.* St. Pétersb. 1871. T. VII. p. 757 (781), u. *Beiträge z. Anat. u. Physiol.* C. LUDWIG, als Festgabe v. seinen Schülern. Leipzig 1875. p. CLXVI.

[2] Vgl. J. MUELLER, *Lehrb. d. Physiol.* 4. Aufl. p. 603. — ECKHARD, *Grundz. d. Physiol. d. Nervensystems.* Giefsen 1854. p. 103. — C. LUDWIG, *Lehrb. d. Physiol.* 1. Aufl. 1852. Bd. I. p. 145.

wirkt, legt die Frage nahe, ob die Aktion der Ganglienzellen normalerweise immer nur durch Impulse nervöser Art wachgerufen ist, oder ob noch andre Einflüsse bekannt sind, denen der gleiche Effekt zukommt. Wichtig wäre namentlich solche Agenzien in Erfahrung zu bringen, welche ohne zu den direkten Nervenreizen zu gehören, zu solchen werden, wenn ihnen die graue Substanz des Rückenmarks zum Angriffspunkt dient. Hier wäre nun in erster Reihe desjenigen Einflusses zu gedenken, auf welchem aller Stoffwechsel und auch derjenige der grauen Substanz beruht, der Molekularbewegung der Materie[1], welche nach dem Prinzip der mechanischen Wärmetheorie die Gesamtwärme aller Körper ausmacht. Dafs die graue Substanz Sitz einer vorzugsweise intensiven Molekularbewegung sein mufs, wird durch ihre ungemein rasche Zersetzung nach dem Tode bekundet[2], zu prüfen bleibt nur, ob diese molekulare Bewegung die Bedeutung eines Nervenreizes besitzt, ob also das Mark allein unabhängig von reflektorischen oder Willenserregungen in die Bahn der vorderen Wurzeln zentrifugale Impulse entsendet.

Schon bei einer früheren Gelegenheit haben wir darauf aufmerksam gemacht (Bd. I. p. 619), dafs das Rückenmark einen trophischen Einflufs auf die motorischen Wurzeln ausübt, und dafs die letzteren zur Erhaltung ihrer normalen Struktur eines kontinuierlichen Zusammenhangs mit ersterem benötigt sind. Versuche von WALLER[3] haben ferner gezeigt, dafs die Ernährung der sensibeln Wurzeln von ihrem unversehrten Kontakt mit den Spinalganglien abhängig ist. Kaum läfst sich demnach bezweifeln, dafs der rätselhafte trophische Einflufs des Marks auf die vorderen Wurzeln ebenfalls in Ganglienzellen, und zwar in denen des Markgraus, seinen Ursprung nimmt. Es sind aber auch weiter noch Stimmen laut geworden über trophische Wirkungen, welche nicht blofs den Nervenfasern selbst, sondern den von ihnen innervierten Muskeln zu gute kommen. ROEHRIG und ZUNTZ[4] haben den Betrag des Gesamtstoffwechsels an warmblütigen Tieren, welche durch Curare absolut bewegungslos gemacht waren, gemessen und eine sehr erhebliche Verminderung desselben konstatiert. Zur Erklärung dieser äufserst bemerkenswerten Thatsache nehmen sie an, dafs die Lähmung der muskulären Nervenenden, wie sie das genannte Gift bedingt[5], nicht allein die Kontraktion verursachende Wirkung der motorischen Nerven, sondern auch gewisse den Stoffwechsel der

[1] Vgl. PFLUEGER. PFLUEGERS *Arch.* 1875. Bd. X. p. 338, 343 u. 641, u. 1877. Bd. XV. p. 94.
[2] Vgl. PFLUEGER, PFLUEGERS *Arch.* 1875. Bd. X. p. 312.
[3] Vgl. dieses Lehrb. Bd. I. p. 619, u. WALLER, *Gaz. méd.* 1856. No. 14.
[4] ROEHRIG u. ZUNTZ, PFLUEGERS *Arch.* 1871. Bd. IV. p. 87. — ZUNTZ, ebenda. 1876. Bd. XII. p. 522. — COLOSANTI, ebenda. 1878. Bd. I. p. 681.
[5] Vgl. dieses Lehrb. Bd. II. p. 86.

Muskeln stetig anregende, von dem Zentralorgan ausgehende Einflüsse beseitige. Kontinuierlich sollen ihrer Natur nach unbekannte Impulse auf der Bahn der motorischen Nerven den Muskelfasern zuströmen und letztere zu einer vermehrten Sauerstoffaufnahme und Kohlensäurebildung veranlassen, ohne jedoch gleichzeitig eine äufserlich merkbare Kontraktion herbeizuführen; der Fortfall dieser Impulse aber soll die bei Vergiftung mit Curare wahrgenommene Herabsetzung des Stoffwechsels bedingen. Roehrig und Zuntz bezeichnen diesen anhaltenden, eigenartigen, durch die motorischen Nerven hervorgerufenen Thätigkeitszustand der Muskeln als chemischen Tonus derselben.

Die Erfahrungen von Roehrig und Zuntz aus einer direkten Beeinflussung der Stoffwechselvorgänge durch das angewandte Gift erklären zu wollen, wäre freilich ganz unzulässig. Jede solche Vermutung ist für beseitigt anzusehen, nachdem Colosanti[1] unter Pfluegers Leitung nachgewiesen hat, dafs der Gaswechsel ausgeschnittener, lebensfähiger, von einem künstlichen Blutstrom durchflossener Muskeln keine merklichen Änderungen erleidet, wenn man das benutzte Blut mit Curare versetzt. Ein andres wäre es dagegen, wenn man die Ursache der fraglichen Erscheinung in dem Wegfall der zahlreichen Muskelthätigkeiten, welche die Körperhaltung in der Ruhe ermöglichen und welche selbst im Schlafe nicht fehlen, suchen wollte, den Beweis jenes chemischen Tonus aber erst für erbracht hielte, sobald dargethan wäre, dafs der Gaswechsel in normalen Zirkulationsverhältnissen verbliebener Einzelmuskeln nach Durchschneidung ihrer Nerven sinkt. Versuche der Art besitzen wir aber nicht, und Versuche, in welchen zur Durchspülung der aus ihrem Zusammenhang mit den nervösen Zentralorganen gelösten Muskeln blutkörperhaltiges Serum das normale Blut ersetzte, können diesen Mangel nicht ausgleichen. Denn die im zweiten Falle gefundene[2] Verminderung des muskulären Gaswechsels braucht nicht durch den Wegfall eines möglicherweise im lebenden Körper bestehenden neurochemischen Tonus, sondern kann auch durch das Fehlen jenes von A. Schmidt (s. Bd. II. p. 23) erschlossenen histo-chemischen Reizes bedingt sein, welchen nur das *Plasma sanguinis*, nicht jedoch das Serum der künstlichen Blutmischung auf die Spaltungsvorgänge der Muskelsubstanz ausübt. Dies jedoch nur beiläufig. Die Zweifel, denen wir hinsichtlich der Existenz eines besonderen chemischen Tonus Ausdruck verliehen haben, beruhen lediglich auf der zur Zeit noch bestehenden Lückenhaftigkeit des Beweismaterials; die Möglichkeit noch unbekannter Funktionen motorischer Nerven möchten wir um so weniger bestreiten, als wir selbst in dem *sphincter pup.* der Kaninchen einen Muskel kennen gelernt haben, welcher

---

[1] Colosanti, Pfluegers *Arch.* 1878. Bd. XVI. p. 157.
[2] M. v. Frey, *Arch. f. Physiol.* 1885. p. 533 (545).

von zwei verschiedenen Nervenbahnen her (Trigeminus und Oculomotorius) in Kontraktionszustände von ganz verschiedenartigem Charakter versetzt wird[1], wovon später mehr, und als ferner nach den früher (Bd. II. p. 94) erwähnten Versuchen MUNKS auch die zeitliche Entwickelung der muskulären Totenstarre einer Beeinflussung von seiten der Muskelnerven zu unterliegen scheint. Von wesentlicherem Interesse ist es jetzt, festzustellen, ob die Anregung des muskulären Stoffwechsels durch die Nerven vom Marke ausgeht. Nach PFLUEGERS[2] Beobachtungen mufs diese Eventualität als ausgeschlossen angesehen werden, denn auch die Durchschneidung des Marks zwischen fünftem und sechstem Halswirbel führt zu einer ähnlichen Herabsetzung des Gaswechsels, wie die Curarevergiftung. Es müssen also weiter hirnwärts gelegene Teile des Zentralnervensystems sein, von welchen die Impulse zur Steigerung der chemischen Muskelthätigkeit ausgehen, und wahrscheinlich ist es die Medulla oblongata oder die Varolsbrücke, in welcher wir die Ursprungsstätte der fraglichen Anregungen zu suchen haben, da wiederum nach PFLUEGER erst die Durchschneidung der nervösen Zentralorgane oberhalb der Brücke keine unmittelbaren Alterationen des Stoffwechsels zur Folge hat, es reicht also die molekulare Eigenbewegung der Markzellen nicht aus, um durch Vermittelung der vorderen Wurzeln jene Zustände in der Muskulatur hervorzurufen, welche ROEHRIG und ZUNTZ aus einem chemischen Tonus derselben erklären, sie genügen nur zur Entwickelung jener trophischen Impulse, welche die anatomische Struktur der motorischen Wurzeln auch am durchschnittenen Mark normal erhalten.

Mit ebenso grofser Entschiedenheit wie bezüglich des chemischen Tonus läfst sich ferner auch die Teilnahme des Marks an einer andren Art von Muskeltonus in Abrede stellen, welche zuerst von J. MUELLER der physiologischen Diskussion überantwortet wurde und sodann namentlich in HENLE einen warmen Anwalt fand.[3] Zahlreiche Beobachtungen hatten gelehrt, dafs die Schnittflächen am lebenden Körper durchtrennter Muskeln erheblich auseinander weichen, dafs der unter normalen Verhältnissen völlig sichere Verschlufs der Analöffnung durch den *sphincter ani externus* bei Rückenmarkserkrankungen unzureichend wird, dafs einseitige Facialislähmungen endlich von Gesichtsverzerrungen nach der gesunden Seite hin gefolgt werden, und diese Thatsachen schienen genügende Stützen für den Satz zu bieten, dafs alle willkürlichen Muskeln des Rumpfs und der Extremitäten während des Lebens durch eine ohne Zuthun des Willens ununterbrochen vom Rückenmark selbst aus-

---

[1] GRUENHAGEN, PFLUEGERS *Arch.* 1875. Bd. X. p. 172.
[2] PFLUEGER, PFLUEGERS *Arch.* 1876. Bd. XII. p. 282.
[3] J. MUELLER, *Lehrb. d. Physiol.* 4. Aufl. Bd. II. p. 40 u. 80. — HENLE, *Allgem. Anat.* Leipzig 1841. p. 593 u. 720; *Ration. Pathol.* Braunschweig 1846. 1. Aufl. Bd. 1. p. 110.

gehende Erregung ihrer motorischen Nerven in dauernder wenn auch schwacher Kontraktion erhalten würden. Indessen erwies eine strengere Analyse sehr bald die Hinfälligkeit der vorgebrachten Beweisgründe. Ed. Weber[1] zeigte, daſs das Zurückweichen der Enden eines durchschnittenen Muskels nur Folge der elastischen Spannung desselben (vgl. Bd. II. p. 53) wäre und daſs es nicht Folge einer vom Rückenmarke unterhaltenen Kontraktion sein könnte, da es auch nach vorheriger Durchschneidung der zwischen letzterem und dem Muskel bestehenden nervösen Leitung einträte; Heidenhain[2] trennte Oberschenkelmuskeln lebender Frösche ohne Verletzung der zugehörigen Nerven so vom Gliede ab, daſs sie nur noch mit ihrem oberen Ende in normaler Befestigung blieben. Alsdann wurden die frei herabhängenden Muskeln mit geringen Gewichten belastet, ihre Länge vor und nach Durchschneidung des *n. ischiadicus* genau gemessen und in beiden Fällen gleich groſs befunden, ein strenger Beweis gegen eine eventuell vorhanden gewesene tonische Kontraktion derselben. Hinsichtlich des *sphincter ani* ist zu bemerken, daſs er auch schon im Ruhezustand das Darmrohr völlig verschlieſst und nachweislich immer erst auf reflektorischem Wege und durch den Willen, sobald Gase oder Fäces ihn auszudehnen streben, zu Kontraktionen veranlaſst wird (s. Bd. I. p. 247). Was endlich die bei einseitiger Facialisparalyse beobachteten Gesichtsverzerrungen betrifft, so ist die Ursache derselben zwar noch nicht vollständig klargestellt, und sind die von Heidenhain und von Hermann[3] vorgeschlagenen Hypothesen noch keineswegs für erwiesen anzusehen, aber selbst wenn zugegeben werden müſste, daſs sie auf tonischer Kontraktion der ungelähmten Gesichtsmuskulatur beruhten, so hätten wir es hier immer doch zunächst mit einem Gehirnnerven zu thun, welcher als Regulativ des Mienenspiels wie kein zweiter unter der Botmäſsigkeit der mannigfaltigsten psychischen Eindrücke steht, und aus dessen Verhalten keine bindenden Schlüsse für die willkürlichen Rückenmarksnerven zu entnehmen sind.

Heidenhain und Hermann glauben beide, daſs die Mundverzerrung nach Lähmung des einen Facialis nicht durch einen Tonus der intakten Muskulatur bedingt sei. Der erstere läſst vielmehr die gelähmten Muskeln durch Ernährungsanomalien an elastischer Spannkraft verlieren, der zweite findet die Ursache der Mundverzerrung in der bekannten Erfahrung, daſs ein schwach belasteter Muskel nach einer Kontraktion nicht völlig wieder zur früheren Länge zurückkehre, wenn er nicht durch eine Kontraktion der antagonistischen Muskeln zu derselben ausgedehnt werde. Da letztere nun bei einseitiger Facialislähmung wegfalle, so bleiben die vielfach willkürlich bewegten Muskeln der gesunden Seite dauernd verkürzt. Beide Erklärungsversuche sind zweifellos berechtigt, entbehren jedoch der experimentellen Bestätigung für den speziellen Fall. Immerhin lehren sie aber, mit welchen Schwierigkeiten der Nachweis

---

[1] Ed. Weber, R. Wagners *Handwörtbch.* Art. *Muskelbewegung.* Bd. III. Abth. 2. p. 216.
[2] R. Heidenhain, (*Histor. u. Experim. üb. Muskeltonus*) *Physiol. Studien.* Berlin 1856. p. 9.
[3] R. Heidenhain, (*Histor. u. Experim. üb. Muskeltonus*) *Physiol. Studien.* Berlin 1856. p. 27. — L. Hermann, *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1861. p. 350.

eines Tonus im Sinne J. MUELLERS verknüpft ist, eine Erkenntnis, welche durch andre hier kurz zu berücksichtigende Erfahrungen noch weitere Stützen gewinnt. Wir meinen die Versuche BRONDGEESTS, aus welchen hervorzugehen scheint, daſs gewisse Muskelgruppen des Frosches wenigstens auf reflektorischem Wege in andauernde schwache Kontraktionen versetzt werden. Die Beobachtung, auf welche sich BRONDGEEST beruft, ist folgende. Ein Frosch, welchem das Rückenmark vom Hirn getrennt, und von den beiden bloſsgelegten Ischiadicis der eine durchschnitten war, zeigte, wenn er an einem durch die Schnauze gezogenen Draht frei aufgehängt war, einen konstanten Unterschied in der Stellung beider hinteren Extremitäten, der Art, daſs auf der Durchschneidungsseite alle Gelenke weniger gebeugt waren, als auf der andren Seite. Dieser Unterschied verschwand, wenn auch auf der andren Seite der Ischiadicus oder die zum *plexus ischiadicus* gehörigen hinteren Rückenmarkswurzeln durchschnitten waren. BRONDGEEST deutet diese Thatsache dahin, daſs durch die sensibeln Nerven der hinteren Extremitäten dem Rückenmark beständig eine Anregung zugeleitet werde, welche auf reflektorischem Wege eine ständige geringe Erregung der zu den Beugemuskeln der Schenkel gehenden motorischen Nerven auslöse. Daſs nur die Beuger von dieser tonischen Erregung betroffen werden, nicht auch die Strecker, oder in geringerem Grade als erstere, läſst sich daraus abnehmen, daſs bei gleichzeitiger und gleichstarker Innervation aller motorischen Nerven der hinteren Extremitäten bekanntlich eine Streckung der Beine, also Übergewicht der Thätigkeit der Streckmuskeln, sich zeigt. Die reflektorische Natur seines Tonus suchte BRONDGEEST auſserdem noch dadurch zu erweisen, daſs er die überwiegende Beugung der Gelenke auf der Seite des unverletzten Ischiadicus anhaltend zunehmen sah, wenn die sensibeln Nerven der Zehen dieser Seite mechanisch, chemisch oder thermisch gereizt wurden. Diese Angaben BRONDGEESTS und ihre Auslegung haben eine sehr verschiedene Aufnahme gefunden. JUERGENSEN leugnet die Konstanz der Erscheinung; v. WITTICH hält dieselbe für zufällig und erklärt ihr Vorkommen daraus, daſs der frei hängende dekapitierte Frosch die nicht operierte Extremität häufig emporzieht, die allmählich eintrocknende Hautumhüllung aber die völlige Rückkehr der kontrahierten Beugemuskeln auf ihre frühere Länge verhindert. Dekapitierte Frösche, welche in feuchten abgeschlossenen Räumen aufgehängt werden, zeigen daher das BRONDGEESTsche Phänomen mitunter gar nicht, und solche, welche mit ihren unteren Extremitäten in Wasser oder in Öl versenkt werden, sogar niemals. Nach L. HERMANN wäre der BRONDGEESTsche Reflextonus nichts Andres als eine Äuſserung des PFLUEGERschen Rückenmarkssensoriums, ein durch die Schwere der herabhängenden Beine verminderter Grad der bekannten Erscheinung, daſs jeder dekapitierte Frosch seine Hinterbeine in starker Flexion angezogen erhält; HERMANNS Einspruch betrifft demnach weniger die tonische Natur der von BRONDGEEST unter bestimmten Verhältnissen studierten Beugestellung des Froschschenkels als vielmehr die von BRONDGEEST vorausgesetzten Ursachen derselben. COHNSTEIN endlich fand, daſs Stellungsverschiedenheiten der Beine nur bei der freien vertikalen Aufhängung des dekapitierten Frosches eintreten, bei horizontaler Lagerung des Tieres auf Quecksilber dagegen völlig ausbleiben. Hieraus schloſs COHNSTEIN, daſs bei der vertikalen Lage irgend welche sensible Nerven auf irgend eine Weise gereizt und von diesen aus auf dem gewöhnlichen Wege des Reflexes die Gliedbeuger in Erregung versetzt würden. Auch gelang es ihm, die Beteiligung der sensibeln Nerven experimentell nachzuweisen. Wurde nämlich die Haut der betreffenden Extremität abgelöst, oder wurden die Hautnerven subkutan durchschnitten, so schwand die stärkere Beugung der nichtoperierten Seite. Deutlicher noch erhellt die Beteiligung der sensibeln Extremitätennerven aus BRONDGEESTS und MOMMSENS Versuchen durch den Fortfall des Phänomens nach Durchschneidung der hinteren Rückenmarkswurzeln des *plexus lumbalis*. Ganz in Übereinstimmung damit stehen die Beobachtungen TSCHIRJEWS an mit Morphium betäubten Kaninchen, deren Oberschenkelmuskeln in eine

anhaltende schwache Kontraktion geraten, wenn man denselben einen gewissen Grad von Spannung erteilt und dadurch die in den zugehörigen Aponeurosen verlaufenden sensibeln Nerven in Erregung versetzt hat.[1] Auf diese Weise ist die einzige Thatsache, welche sich als Beispiel eines echten Muskeltonus noch Geltung errungen hatte, auf eine gewöhnliche Reflexkontraktion zurückgeführt worden.

Allgemein ergibt sich also, dafs die Existenz eines durch das Rückenmark vermittelten Muskeltonus auch für den Frosch höchst zweifelhaft ist. Wenn sich zeitweilig die Aussichten für diese Eventualität durch gewisse von E. Cyon[2] mitgeteilte Beobachtungen günstiger zu gestalten schienen, so hat die Kontrolle derselben leider nur negative Ergebnisse geliefert. E. Cyon glaubte festgestellt zu haben, dafs die motorischen Wurzeln von den sensibeln aus in einen Zustand dauernd erhöhter Erregbarkeit versetzt würden, weil die ersteren an Erregbarkeit verlieren sollten, wenn die letzteren durchschnitten würden. G. Heidenhain[3] hat indessen auf Gruenhagens Veranlassung gezeigt, dafs die von Cyon behauptete physiologische Beziehung zwischen vorderen und hinteren Wurzeln thatsächlich nicht existiert.

Mufs somit anerkannt werden, dafs kein äufseres Zeichen in der willkürlichen Muskelsphäre für eine wirksame Eigenthätigkeit der motorischen Ganglienzellen spricht, so begegnen wir einerseits dem deutlichen Ausdruck einer solchen in gewissen vom Marke versorgten glatten Muskeln, den Ringmuskeln der Arterien, wovon bei einer späteren Gelegenheit ausführlicher die Rede sein wird; anderseits bekunden auch die Erregungszustände der motorischen Nervenzentren im Mark eine grofse Abhängigkeit von dem allgemeinen Stoffwechsel und zwar in ganz spezifischer Weise dadurch, dafs alle den Gang des letzteren wesentlich modifizierenden Einflüsse die Intensität der ersteren in sehr erheblichem Grade steigern. Ganz auffällige Reizwirkungen erfolgen demnach auch durch Vermittelung des Rückenmarks allein[4], wenn der normale Gehalt des Blutes an Sauerstoff und Kohlensäure irgend erhebliche Schwankungen erfährt. Ein Übermafs dieser und ein Mangel jenes werden regelmäfsig von heftigen Erregungen des Zentralorgans begleitet, welche sich unter andrem durch Krampfbewegungen der willkürlichen Muskulatur kundgeben, während die peripheren Nervenstämme unter den nämlichen Verhältnissen einer langsameren oder schnelleren Abtötung unterliegen, welche niemals mit der Auslösung von Muskelzuckungen verknüpft ist. Abgesehen von der Bedeutung des Rückenmarks als Leitungsapparat, als Bindeglied zwischen einer grofsen Summe peripherer Nervengebiete und dem Gehirn, ist dasselbe als Zentralorgan dadurch charakterisiert, dafs es vermöge der in ihm enthaltenen multipolaren Ganglienzellen die Thätigkeit

---

[1] Brondgeest, *Arch. f. d. holl. Beitr. z. Nat.- u. Heilk.* 1860. Bd. II. p. 329. — Juergensen, *Stud. d. physiol. Instit. zu Breslau.* Leipzig 1861. I. Hft. p. 139. — L. Hermann, *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1861. p. 350. — Cohnstein, ebenda. 1863. p. 165. — v. Wittich, *Königsberg. med. Jahrb.* 1861. Bd. III. p. 185. — Tschirjew, *Arch. f. Psychiatr.* 1878. Bd. VIII. p. 708, u. *Arch. f. Physiol.* 1879. p. 78. — Mommsen, *Arch. f. pathol. Anat.* 1885. Bd. CI. p. 22.

[2] E. Cyon, *Ber. d. kgl. sächs. Ges. d. Wiss.* Math. phys. Cl. 1865. Bd. XVII. p. 85. — F. Steinmann, *Mélanges biologiques.* St.-Pétersbourg 1871. T. VII. p. 787. — E. Cyon, Pfluegers *Arch.* 1874. Bd. VIII. p. 347.

[3] G. Heidenhain, Pfluegers *Arch.* 1871. Bd. IV. p. 435.

[4] Vgl. Luchsinger, Pfluegers *Arch.* 1877. Bd. XIV. p. 385.

verschiedener und weit voneinander entfernter Nervengebiete in Wechselbeziehung zu bringen vermag, dafs es aus eigner Initiative einzelnen Muskelarten erregende Impulse dauernd zusendet, dafs es endlich gegen Schwankungen des normalen Gasgehalts im Blute (Zunahme der Kohlensäure, Abnahme des Sauerstoffs) eine spezifische Erregbarkeit an den Tag legt.

Der letzte Punkt, welcher zu erörtern übrig bleibt, ist die Verbreitung und Funktion der Spinalnerven. Es kann natürlich hier nicht unsre Aufgabe sein, die Ergebnisse der anatomischen Untersuchung über den peripherischen Verlauf aller aus den einzelnen Spinalnervenwurzeln gebildeten Nervenstämme zu referieren, umsoweniger, als das physiologische Interesse dieser Data, wegen der weitgehenden funktionellen Gleichheit aller vorderen und aller hinteren Wurzeln, hier geringer ist, als bei der Betrachtung der Hirnnerven. Es kommt uns nur darauf an, einige allgemeinere Gesichtspunkte über den Verbreitungsmodus festzustellen und die speziellen Beziehungen einzelner Teile des Spinalsystems zu gewissen funktionell koordinierten Muskelgruppen und besonderen Empfindungsbezirken aufzusuchen.

Um die Verbreitung der motorischen Spinalnervenfasern und die speziellen Effekte ihrer Thätigkeit zu erforschen, haben wir die motorischen Erfolge der Reizung des Rückenmarks an verschiedenen Stellen, oder der Reizung der einzelnen motorischen Wurzeln, oder auch die Lähmungserfolge, welche nach Durchschneidung der einzelnen vorderen Wurzeln sich zeigen, zu studieren. Um die Verbreitung der sensibeln Fasern an der Peripherie und zwar zunächst in der Haut zu ermitteln, verfährt man nach ECKHARD[1] am besten so, dafs man alle hinteren Wurzeln mit Ausnahme einer einzigen, deren Verbreitungsbezirk man sucht, durchschneidet, und nun prüft, von welchen Hautstellen aus noch Empfindungen oder Reflexbewegungen hervorgerufen werden können, oder umgekehrt nach TUERCK[2] so, dafs man einzelne Wurzelpaare durchschneidet und die unempfindlich gewordenen Hautregionen aufsucht. Aus den bisherigen in diesem Sinne ausgeführten Untersuchungen haben sich folgende Data ergeben.

Das Rückenmark versorgt mit motorischen Fasern sämtliche willkürlich beweglichen Muskeln des Rumpfes und der Extremitäten, mit sensibeln Fasern die gesamte Haut und wahrscheinlich die Muskeln dieser Teile. Jede Rückenmarkshälfte versorgt ausschliefslich Teile derselben Körperhälfte; die Mittellinie des Rückens und der Vorderfläche des Rumpfes bildet eine scharfe Grenzlinie für die Verbreitungsbezirke der linken und

[1] ECKHARD, *Ztschr. f. rat. Med.* 1849. Bd. VII. p. 281 (309).
[2] TUERCK, *Wiener Sitzber.* Math.-natw. Cl. 1856. Bd. XXI. p. 586.

rechten Spinalnerven. Die Nerven eines bestimmten Muskels entspringen aus einer abgegrenzten Partie des Rückenmarks (deren Gröfse durch die Ausbreitung des dem Muskel entsprechenden Ganglienzellensystems bestimmt wird), verlassen aber das Mark nicht ausschliefslich durch eine einzige Vorderwurzel, sondern durch zwei oder mehrere benachbarte Wurzeln, so dafs nach Durchschneidung einer Wurzel niemals vollständige Lähmung eines Muskels eintritt. Es entspringen ferner auch die Fasern ganzer Muskelgruppen, welche durch ihre Funktion verbunden sind, aus einheitlichen und nicht aus verschiedenen, auseinanderliegenden Rückenmarkspartien. So enthält ein bestimmter Abschnitt des Halsmarks die Ursprünge aller Motoren der Vorder-, ein im Lendenmark befindlicher diejenigen der Hinterextremitäten; so existieren ferner bestimmt umschriebene Ursprungszentren für die Beuger, andre für die Strecker beider Extremitäten, während die der ganzen Wirbelsäule entlang herablaufenden Rückenmuskelsysteme ihre Nerven auch aus allen Höhen des Markes beziehen. Auf die Zentralisierung aller Respirationsmuskelnerven im obersten Abschnitt des Marks, mit welchem sie nach Schiff durch die Seitenstränge in Verbindung stehen, kommen wir noch zurück. Entsprechende Verhältnisse ergeben sich für die Empfindungsnerven. Hinsichtlich des peripheren Ausbreitungsmodus der letzteren wies Tuerck mittels seiner oben erwähnten Methode nach, dafs die einzelnen Wurzeln in bestimmten Hautbezirken ohne Konkurrenz der Nachbarwurzeln die Sensibilität allein bedingen. Diese Bezirke bilden ihm zufolge am Rumpfe bandartige horizontal um denselben herum verlaufende Streifen, an den Extremitäten Streifen, welche sich bei gewissen Stellungen der Glieder einfach als Ausbuchtungen der Rumpfstreifen auffassen lassen.

Das Rückenmark versorgt mit motorischen Nerven auch unwillkürliche, glatte Muskeln. Wir sehen auf Reizung bestimmter Abschnitte des Rückenmarks oder bestimmter Nervenwurzeln Bewegungserscheinungen an den verschiedensten mit glatten Muskelfasern versehenen Organen, nach Verletzung oder Durchschneidung dieser Stellen oder der Nervenwurzeln Lähmungen derselben Teile eintreten. Jedoch ist das Rückenmark darum keineswegs auch für die Ursprungsstätte aller der Nervenfasern anzusehen, welche die betreffenden Bewegungen auslösen, sondern hat für viele in Wirklichkeit nur die Bedeutung eines Leitungsweges, in welchen sie von höher gelegenen Zentralpunkten her eingedrungen sind, und aus welchem sie, soviel man weifs, auf der Bahn der vorderen Wurzeln früher oder später wieder heraustreten. Einige der hierhergehörigen Nervenkategorien befinden sich während des Lebens in einem dauernden Thätigkeitszustande und versetzen dadurch die von ihnen abhängige Muskulatur in einen wahren Tonus. Letzteres gilt namentlich von jenem verbreitetsten und wichtigsten Systeme glatter Muskeln, welche

in der mittleren Hüllhaut der Blutgefäfse, besonders reichhaltig in derjenigen der kleinen Arterien, eingebettet und kraft ihrer ringförmigen Anordnung im Zustande der Kontraktion die Gefäfslichtung zu verkleinern, ja selbst gänzlich zu verschliefsen imstande sind. Die Nerven, deren Erregung Gefäfsverengung herbeiführt, heifsen gefäfsverengende oder vasokonstriktorische Nerven und stehen fast ohne Ausnahme direkt oder indirekt unter der Botmäfsigkeit des Rückenmarks; direkt insofern, als freilich nur dem kleineren Teile derselben ein mit den charakteristischen Eigentümlichkeiten eines Zentralorgans (s. o. p. 2) versehenes Ende innerhalb der *medulla spinalis* selbst zukommt, indirekt insofern, als ihre überwiegende Zahl zwar erst aus der *medulla oblongata* hervorgegangen ist, immerhin jedoch lange Strecken der *medulla spinalis* passiert, bevor sie zu den Gefäfsen gelangt. Es ist Thatsache, dafs die Gefäfsmuskeln, insbesondere diejenigen der Arterien, beständig in mäfsiger Verkürzung begriffen sind und somit eine gewifse mittlere Enge der Blutwege herstellen, und Thatsache ist es auch, dafs dieser wahre Tonus der Gefäfsmuskulatur durch Erregungszustände der vasokonstriktorischen Nervenzentren bedingt wird. Denn alle Eingriffe, welche die Nervenleitung zwischen Zentrum und Peripherie unterbrechen, führen unmittelbar eine Erschlaffung der Gefäfsmuskulatur, d. h. eine Erweiterung der Blutgefäfse herbei. Arterienerweiterung tritt daher jedesmal auf, wenn man das Rückenmark der Quere nach durchschneidet, in um so enger begrenzten Körpergebieten, je tiefer man die Durchtrennungsstelle wählt, in der überwiegenden Mehrzahl der Gefäfse, wenn man die *medulla spinalis* oberhalb des fünften Halswirbels oder noch höher aufwärts durchtrennt. Ganz vorzugsweise auffällig gibt sich im ersteren Falle die vorhandene Erweiterung des arteriellen Flufsbettes durch gesteigerte Blutfüllung der betroffenen Körpergegend und, wenn dieselbe der Körperperipherie angehört, auch durch deutliche Temperaturzunahme der hyperämisch gewordenen Organteile zu erkennen. Im zweiten Falle erweist man die Erweiterung des Flufsbettes am deutlichsten manometrisch aus der erheblichen Abnahme des arteriellen Blutdrucks, welche jeder irgendwie hohen Durchschneidung der *medulla spinalis* auf dem Fufse folgt. Umgekehrt müssen natürlich alle diese Lähmungserscheinungen schwinden, wenn man die von ihren zentralen, normalerweise Reizimpulse entsendenden Ursprüngen getrennten vasokonstriktorischen Nerven innerhalb des Rückenmarks künstlich, z. B. durch Induktionsströme, erregt, und wirklich haben zahlreiche Versuche der verschiedensten Forscher, von welchen wir hier nur Budge, Schiff, Ludwig und Thiry nennen wollen, auf das unzweideutigste festgestellt, dafs elektrische Reizung des Rückenmarks Arterienverschlufs und Temperaturabfall der blutleer gewordenen Körperorgane bewirkt. Die gefäfsverengernden Nerven verlassen das Rückenmark auf der Bahn der vorderen Wurzeln. Dies geht

einerseits für den Frosch aus den Versuchen PFLUEGERS[1] hervor, welcher beim Tetanisieren vorderer Rückenmarkswurzeln eine sehr beträchtliche Verengerung der Mesenterial- und Schwimmhautarterien konstatiert hat, anderseits für Säugetiere aus dem Umstande, daſs nur die Durchschneidung der vorderen Wurzeln des sechsten und siebenten Cervikal- und des ersten und zweiten Dorsalnerven, nicht aber diejenige der hinteren, Gefäſserweiterung und Temperatursteigerung in der Ohrmuschel des Kaninchens hervorruft (BUDGE, SALKOWSKI), und daſs die gleichen Folgen in Vorder- und Hinterextremitäten des Hundes nach Durchtrennung der oberen fünf, beziehungsweise der unteren fünf vorderen Dorsalwurzeln sichtbar werden (SCHIFF).[2] Über den Verbleib der vasokonstriktorischen Nerven im Marke selbst liegt bisher nur für diejenigen der Kopfhaut die bestimmte Angabe vor[3], daſs sie analog den Gehirnbahnen der willkürlich motorischen Nerven innerhalb der Seitenstränge verlaufen.

Eine zweite Kategorie von Bewegungsnerven unwillkürlicher Muskeln, welche ebenfalls aus der *medulla spinalis* heraustritt, bilden die pupillendilatierenden Nervenfasern des Halssympathicus. Viele Anatomen und Physiologen lassen dieselben einen besonderen Radialmuskel der Iris, den Dilatator pupillae, versorgen, während GRUENHAGEN, welcher die Existenz jenes Muskels, wie wir gesehen haben (Bd. II. p. 333) mit Recht, in Abrede stellt, auch in ihnen nur vasokonstriktorische Nerven der Iris erblickt, welche in erster Linie Gefäſskontraktion und erst mittelbar infolge der dadurch bedingten Zerrung und Spannungssteigerung des Irisstromas, nicht etwa infolge von Blutentleerung, Pupillendilatation hervorrufen. Auf diese Streitfrage näher einzugehen ist hier nicht der Ort. Gegenwärtig ist nur von Wichtigkeit hervorzuheben, daſs auch die pupillendilatierenden Nervenfasern einen Tonus der ihnen untergebenen Muskulatur bedingen. Denn seit PETIT wissen wir, daſs jede Durchtrennung des Halssympathicus von einer deutlichen Pupillenverengung gefolgt wird, und können nicht zweifeln, daſs die letztere auf einer Erschlaffung vorher in Thätigkeit gewesener Muskelapparate, eben der vom Irissympathicus versorgten, beruht. Hinsichtlich der weiteren Herkunft der pupillendilatierenden Nervenfasern hat BUDGE[4] nachgewiesen, daſs sie in den vorderen Wurzeln der beiden letzten Cervical- und der beiden ersten Dorsalnerven das Rückenmark verlassen, worin ihm unbedingt beigepflichtet werden muſs. Denn einesteils bewirkt die elektrische Reizung jeder der genannten Wurzeln Pupillendilatation, andrenteils hat ihre gemeinsame Durchschneidung den gleichen Effekt hinsichtlich der Pupillenweite, wie diejenige des Halssympathicus. Irrtümlich ist dagegen

[1] PFLUEGER, *Allgem. med. Ctrlztg.* 1856. No. 32.
[2] SCHIFF, *Cpt. rend.* 1862. T. LV. p. 400 u. 425.
[3] OTT and MEADE SMITH, *Americ. Journ. of med. science.* October 1879. Separatabdr. — KOWALEWSKY, *Ctrbl. f. d. med. Wiss.* 1885. p. 307.
[4] J. BUDGE, *Über d. Bewegung d. Iris.* Braunschweig 1855. p. 111.

die Angabe BUDGES, dafs sich die zentralen Enden der pupillendilatierenden Nerven innerhalb der *medulla spinalis* an einer von ihm als *regio cilio-spinalis* bezeichneten, zwischen 6. Cervical- und 2. Dorsalnerven gelegenen Gegend des Marks befänden. Wie SCHIFF, namentlich aber mehrfache auf GRUENHAGENS Veranlassung ausgeführte Spezialuntersuchungen[1] dargethan haben, ist vielmehr der zentrale Ursprung der pupillendilatierenden Nerven, in welchem die letzteren also durch künstlich herbeigeführte Kohlensäureanhäufung im Blute oder durch Anämie oder auf reflektorischem Wege durch periphere Reizung sensibler Nerven erregt werden können, viel höher aufwärts in der *medulla oblongata* zu suchen, worauf wir späterhin noch einmal zurückkommen werden. Eine *regio cilio-spinalis* im Sinne BUDGES existiert folglich nicht.

Ein drittes Kontingent unwillkürlich motorischer Rückenmarksnerven wird von jenen ihrer Wirkung nach keineswegs klar verständlichen Gefäfsnerven gebildet, deren Aufgabe es ist, die kontrahierten Muskelringe der Blutgefäfse zur Erschlaffung zu bringen, dem Blutstrome also weitere Bahnen zu öffnen, und welche man deshalb den früher erwähnten vasokonstriktorischen Gefäfsnerven als vaso-dilatatorische gegenüberzustellen pflegt. So viel man weifs, befinden sich dieselben für gewöhnlich im Zustande der Ruhe, sind also keiner tonischen Erregung unterworfen und erreichen zum Teil wenigstens ihr zentrales Ende bereits in der *medulla spinalis*. Zweifellos ist beides der Fall für die Vasodilatatoren der Hinterextremitäten und des Penis beim Hunde, welche nachweislich selbst dann noch auf reflektorischem Wege zur Entfaltung ihrer Thätigkeit veranlafst werden können, wenn das Lendenmark, in welches sie übergehen, durch Schnitt von den höher aufwärts gelegenen Markteilen und dem Gehirne abgetrennt worden ist (GOLTZ).[2] Genauere Angaben über das physiologische Verhalten der Vasodilatatoren können jedoch erst bei der speziellen Besprechung des sympathischen Nervensystems gemacht werden.

Unter dem Einflufs des Rückenmarks stehen ferner die glatten Muskelapparate des Darms, der Blase, der Ureteren, des Uterus, der Samenleiter. Verschiedene Experimentatoren haben Bewegungen der genannten Teile auf Reizung verschiedener Stellen des Rückenmarks, Lähmung derselben nach Zerstörung oder pathologischer Entartung des Rückenmarks beobachtet. So hat BUDGE[3] dargethan, dafs Reizung des dritten und vierten Sakralnerven Kontraktionen der Blase, besonders des Fundus derselben, bewirke, und

---

[1] SCHIFF, *Unters. z. Physiol. d. Nervensyst.* Frankfurt a/M. 1855. p. 198. — SALKOWSKI, *De centro Budgii ciliospinali.* Dissert. Königsberg 1867, u. *Ztschr. f. rat. Med.* 3. Reihe. 1867. Bd. XXIX. p. 167. — TUWIM, PFLUEGERS *Arch.* 1881. Bd. XXIV. p. 115. — GRUENHAGEN u. COHN, *Ctrbl. f. prakt. Augenheilk.* 1884. p. 165.

[2] GOLTZ, PFLUEGERS *Arch.* 1873. Bd. VII. p. 582.

[3] J. BUDGE, *Ztschr. f. rat. Med.* III. R. 1864. Bd. XXI. p. 1 u. 174, u. Bd. XXIII. p. 78; *Compt. rend.* 1864. T. LVIII. p. 529; PFLUEGERS *Arch.* 1869. Bd. II. p. 511.

ferner, wie schon GIANUZZI[1] vor ihm, konstatiert, daſs auch Reizung des Lendenmarks in der Gegend des dritten, namentlich aber des fünften Lendenwirbels von dem gleichen Erfolge begleitet sei. Auſserdem fand er aber, ebenfalls älteren Angaben GIANUZZIS ganz gemäſs, auch noch motorische Blasennerven innerhalb des *plexus hypogastricus*, welche hauptsächlich dem dritten Lendennerven entstammten. Beide Kategorien von Fasern unterscheiden sich physiologisch voneinander sehr erheblich. Denn während sich die erstewähnten von den Sakralnerven gelieferten Fasern durch Reizung zentraler Stümpfe sehr verchiedenartiger Nervenstämme, so der sensibeln Wurzeln der Sakralnerven selbst[2], des *n. cruralis*, *ischiadicus* und *splanchnicus*[3], also auf reflektorischem Wege in Thätigkeit versetzen lassen, behauptet BUDGE von den im *plexus hypogastricus* verlaufenden, daſs sie auf keine Weise, SOKOWIN, daſs sie nur von den peripheren Ästen des *ganglion mesentericum inferius* aus reflektorisch erregt werden könnten. Ferner steht für die motorischen Blasennerven der Sakralwurzeln fest, daſs ihre reflektorische Erregung nur erfolgt, solange das in der Gegend des vierten bis fünften Lendenwirbels gelegene Markstück, BUDGES *centrum genitospinale* erhalten ist; bezüglich der andern Blasennerven berichtet dagegen SOKOWIN, welcher unter KOWALEWSKYS Leitung arbeitete, daſs ihre reflektorische Erregung von den vorhin erwähnten Ästen des *ganglion mesentericum inferius* aus erst nach Zerstörung dieses letzteren nicht mehr gelinge. Das Reflexzentrum der im *plexus hypogastricus* enthaltenen motorischen Blasennerven wäre hiernach also höchst bemerkenswerterweise ein peripher gelegenes sympathisches Ganglion, dasjenige des von den Sakralnerven abstammenden dagegen ein beschränkter Abschnitt des Rückenmarks.

Über die Beziehungen des Rückenmarks zum Uterus sind die Resultate der verschiedenen Experimentatoren nicht vollkommen im Einklang. Darin herrscht zwar Übereinstimmung, daſs Uterusbewegungen am leichtesten durch Reizung des Lendenmarks, übrigens aber auch, wenn schon mit geringerer Konstanz, von sämtlichen höher gelegenen Abschnitten der cerebrospinalen Achse auszulösen sind[4]; um so gröſsere Differenzen bestehen jedoch bezüglich der Nervenbahnen, welche den Erregungszustand des Marks auf den Uterus übertragen. Nach KOERNER verlaufen die motorischen Nerven des Uterus sowohl in der Bahn der Sakralnerven als auch des sympathischen Aortengeflechts und sind an beiden Orten vom Lendenmark aus zur Thätigkeit anzuregen, die in der ersteren Bahn eingeschlossenen von der Markportion zwischen drittem und viertem

[1] GIANUZZI, *Cpt. rend.* 1863. T. LVII. p. 53.
[2] BUDGE, a. a. O.
[3] S. SOKOWIN, *Jahresber. üb. d. Fortschr. d. Anat. u. Physiol.* v. HOFMANN u. SCHWALBE. 1877. III. Abth. p. 89.
[4] Vgl. KOERNER, *Ctrbl. f. d. med. Wiss.* 1864. p. 353. (*Vorläufige Mittheil.*) u. *Stud. d. physiol. Instit. zu Breslau*, von R. HEIDENHAIN. 1865. 3. Hft. p. 1. — F. OBERNIER, *Experim. Unters. üb. d. Nerven d. Uterus.* Bonn 1865.

Lendenwirbel aus, die in letzterer enthaltenen von dem obersten Ende des Lendenmarks aus in der Höhe des untersten Dorsalwirbels. FRANKENHAEUSER betrachtet die zum Uterus ziehenden Sakraläste dagegen als Hemmungsnerven und erkennt, wie auch OBERNIER, nur in den sympathischen Nerven die motorischen Bahnen zwischen Mark und Uterus, während KEHRER gerade umgekehrt die Fasern der sympathischen Geflechte als unwirksam auf den Uterus und die Sakralnerven als Bewegungsnerven des letzteren bezeichnet.[1] Eine Erledigung dieser Differenzen scheint endlich durch v. BASCH und HOFMANN[2] erfolgt zu sein, welche fanden, daſs Reizung beider in den *plexus hypogastricus inferius* eingehenden Nervenarten, sowohl der vom *plexus sacralis* stammenden *n. sacrales*, als auch der vom *ganglion mesentericum inferius* entspringenden sympathischen Fasern, die *n. hypogastrici* v. BASCHS und HOFMANNS, Uterusbewegungen bewirkt, mit dem Unterschiede jedoch, daſs die ersteren Nerven, welche sie *n. erigentes* nennen, hauptsächlich die Längs-, die letzteren vornehmlich die Ringmuskelfasern zur Kontraktion bringen.

Allgemein hat man lange Zeit einen Tonus der glatten Sphinkteren des Darms und der Harnorgane angenommen und dessen Unterhaltung dem Rückenmark zugeschrieben. Am Magen wurde ein stetiger Kontraktionszustand der Cardia sowohl als des Pylorus statuiert, des ersteren zur Verhinderung der Regurgitation der Nahrungsmittel in die Speiseröhre, des letzteren zum Zweck ihrer Zurückhaltung im Magen bis zur vollendeten Einwirkung des Labsaftes. Ebenso nahm man einen Verschluſs des Mastdarms durch einen Tonus des *sphincter ani internus* an und lieſs den Ausfluſs des Harns aus der Blase durch einen stetig kontrahierten Sphinkter an ihrem Orifizium verhindert werden. Aus dem häufigen Auftreten von *incontinentia alvi* und *urinae* bei Rückenmarkskrankheiten erschloſs man, daſs das Rückenmark die tonischen Erregungscentra für diese Sphinkteren enthalte. Für die Mehrzahl der letzteren ist indessen das Bestehen eines Tonus durch zahlreiche neuere Untersuchungen widerlegt oder wenigstens zweifelhaft geworden. An der Cardia existiert wahrscheinlich gar kein eigentlicher Sphinkter, wie besonders GIANUZZI[3] auf Versuche gestützt wahrscheinlich gemacht hat. Für den Pylorus erscheint eine anhaltende Kontraktion zur Zeit der Füllung des Magens und der peristaltischen Kontraktionen notwendig, es fragt sich indessen, ob ein solcher periodischer Kontraktionszustand als Tonus bezeichnet werden darf. Für den *sphincter ani internus* gilt dasselbe, was über den *externus* oben gesagt wurde; auch seine Kontraktion tritt wahrscheinlich nur

---

[1] KOERNER, a. a. O. — OBERNIER, a. a. O. — F. FRANKENHAEUSER, *Jenaische Ztschr. f. Medizin u. Naturwiss.* 1865. Bd. I. p. 35. — F. A. KEHRER, *Beitr. z. vgl. u. exper. Geburtskunde.* 1. Hft. Gieſsen 1864.

[2] V. BASCH u. HOFMANN, *Unters. üb. d. Innervat. d. Uterus u. seiner Gefässe.* Wien 1877.

[3] GIANNUZZI, *Ctrbl. f. d. med. Wiss.* 1865. p. 1.

zur Zeit des Andrängens der Fäkalmassen auf reflektorischem Wege ein. Sehr häufig ist über den Mechanismus des Harnblasenverschlusses diskutiert, eine völlige Übereinstimmung indessen noch nicht erzielt worden. Die Mehrzahl der Physiologen hat sich jedoch gegen die Existenz eines tonischen Blasenverschlusses ausgesprochen[1], weil sich herausgestellt hat, dafs zur Überwindung des den Verschlufs der Blase bewirkenden Widerstandes nach dem Tode der Tiere, wo ein etwaiger Tonus des Sphinkters erlöschen müfste, der Druck einer ebenso hohen Wassersäule von der Blase aus erforderlich ist, als am lebenden Tiere. BUDGE hat ferner dargethan, dafs der im Gange befindliche Ausflufs von Flüssigkeit aus der Blase durch elektrische Reizung keines Teils der Blase, auch nicht des sogenannten Blasenhalses, dessen zirkuläre Muskelfasern als Sphinkter betrachtet worden sind, unterbrochen werden kann, dafs dagegen diese Unterbrechung regelmäfsig auf Reizung des häutigen Anfangsteiles der Harnröhre und des *musc. bulbocavernosus* eintritt.

Eine weitere hier spezieller zu erwähnende Nervenart, mit welcher das Rückenmark die Körperperipherie versorgt, wären endlich die die Schweifssekretion befördernden Nerven, deren lange Zeit höchst zweifelhafte Existenz nunmehr gesichert erscheint. Zu ihrer allgemeinen Charakteristik an dieser Stelle genügt die Bemerkung, dafs sie an der Körperperipherie in den gemischten Nervenstämmen der Extremitäten eingebettet liegen und nach LUCHSINGERS[2] Beobachtungen ein mit den wesentlichen Eigenschaften eines Zentrums versehenes Ende bereits in der *medulla spinalis* besitzen. (Näheres s. unter Sympathicus).

Endlich bliebe noch zu untersuchen, ob und für welche Organe das Rückenmark Hemmungsfunktionen entwickelt, d. h. Fasern abgibt, deren Thätigkeit die von andern motorischen Nerven ausgelösten Bewegungen muskulärer Gebilde aufhebt. Von den Reflexhemmungsfasern, welche anatomisch von den gewöhnlichen sensibeln Nervenfasern nicht zu trennen sind, ist bereits die Rede gewesen, ebenso von den vasodilatatorischen Nerven, welche man als Hemmungsnerven der Gefäfsmuskulatur auffassen könnte; die Hemmungswirkung des Splanchnicus und ihre Abhängigkeit vom Rückenmark wird bei der speziellen Erörterung der Sympathikusfunktionen zur Sprache kommen, die allgemeine Funktionslehre der Hemmungsnerven bei der Physiologie ihres wichtigsten Repräsentanten, des *nervus vagus*, erledigt werden.

---

[1] Vgl. M. ROSENTHAL, *De tono cum musculorum tum eo inprimis qui sphincterum tonus vocatur.* Dissert. Königsberg 1857. — V. WITTICH, *Königsberger med. Jahrbb.* 1860. Bd. II. p. 12, u. 1861. Bd. III. p. 249. — HEIDENHAIN u. SAUER, *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1861. p. 112. — COHNSTEIN, *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1863. p. 165. — TH. ZAESKE, *Einige Vers. üb. d. Ursach. d. Blasenverschl. bei Leichen.* Dissert. Greifswald 1868. — MASIUS, *Bulletin de l'Académie royale de Belgique.* 1868. p. 491. — GIANUZZI, *Ricerche eseguite nel gabinetto di fisiologia della R. Università di Siena.* 1868. p. 31 u. 1869 p. 3.

[2] LUCHSINGER, PFLUEGERS *Arch.* 1877. Bd. XIV. p. 369.

PHYSIOLOGIE DES GEHIRNS.

§ 139.

Textur des Gehirns und verlängerten Marks. Die grofse, eigentümlich geformte Nervenmasse, welche sich als Anschwellung und Ausbuchtung am Kopfende des cylindrischen Nervenzentrums der Wirbeltiere entwickelt, das Gehirn, ist ein wunderbarer Komplex von grauer und weifser Nervensubstanz in mannigfacher Verteilung und Gestaltung. Die deskriptive Anatomie lehrt uns in demselben zahlreiche, mehr oder weniger voneinander abgegrenzte, durch die äufsere Form und die Art der Zusammensetzung aus jenen beiden Substanzen unterschiedene Teile durch besondere Namen trennen; sie zeigt uns wenigstens die Grundzüge des Zusammenhangs dieser Teile untereinander und ihrer direkten Fortsetzung in das Rückenmark, und endlich die Stellen der Oberfläche des Gehirns und verlängerten Marks, an welchen auf jeder Seitenhälfte je zwölf peripherische Nervenstämme hervortreten. Wir setzen eine genaue Bekanntschaft mit diesen anatomischen Lehren voraus. Die mikroskopische Anatomie hat die schwierige Aufgabe, die Beschaffenheit der Elementarteile des Gehirns, deren wechselseitiges Verhältnis, Verlauf und Verbindungen in gleicher Weise wie bei dem Rückenmark zu eruieren. Leider ist sie von der Lösung dieser Aufgabe noch sehr weit entfernt, viel weiter als beim Rückenmark. Sehen wir, wie weit das Mikroskop Sicheres und physiologisch Verwertbares in betreff der Hirnstruktur zutage gefördert hat.

Das Gehirn zerfällt seiner embryonalen Entwickelung gemäfs in drei grofse Abschnitte, das Vorderhirn, welches die Grofshirnhemisphären und die Umgebung des *ventriculus tertius* umfafst, das Mittelhirn, welches sich aus den Begrenzungsmassen des *aquaeductus Sylvii* und der *corpora quadrigemina* zusammensetzt, und endlich das Hinterhirn, dessen einzelne Abteilungen von dem Cerebellum, der Brücke und der *medulla oblongata* gebildet werden. Alle drei Abschnitte samt den in ihnen enthaltenen Teilorganen sind aus denselben histologischen Elementen aufgebaut wie das Rückenmark (s. o. p. 4), aus Nervenzellen, Nervenfasern und einer diese nervösen Gebilde tragenden indifferenten Bindesubstanz, welche zugleich die Trägerin der ernährenden Blutgefäfse ist. Wie im Rückenmark so schliefst sich auch im Gehirn die letztere den Gefäfsen nicht enge an, sondern bildet Röhren, die perivaskulären Lymphräume von His, in welchen die Blutgefäfse locker aufgehängt sind und unter normalen Verhältnissen von Lymphflüssigkeit dauernd umspült werden. Eine spezifische Bedeutung scheinen auf den ersten Blick gewisse unter den Namen der Körner zusammengefafste Elemente für sich in Anspruch nehmen zu dürfen, welche an gewissen Orten des Gehirns gerade so wie die gleichbenannten Gebilde der Retina in schichtweiser Anordnung angetroffen werden. Indessen haben wir in diesen ihrem eigentlichen Werte nach keineswegs klaren[1] Elementen immerhin nur durch ihre lokale Anhäufung auffällige Zellformationen zu erblicken, welche zerstreut auch in allen übrigen Teilen des Zentralnervensystems vorkommen. Mufs demnach eingeräumt werden, dafs mikroskopisch keinerlei wesentliche Differenzen in dem elementaren Bau der

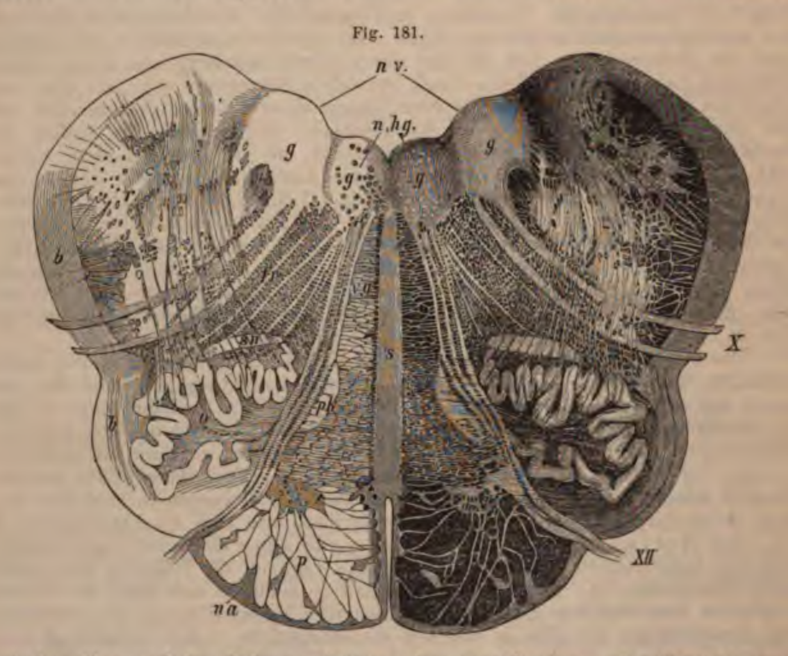
---

[1] Vgl. J. GERLACH, *Mikrosk. Studien.* Erlangen 1858. p. 1. — G. KUPFFER, *De Cornu Ammonis structura. Diss. Dorpati* 1859. — STEPHANY, *Beitr. z. Histol. d. Rinde d. gr. Gehirns.* Diss. Dorpati 1860. — KOELLIKER, *Handb. d. Gewebelehre.* 5. Aufl. Leipzig 1867. p. 299. — F. E. SCHULZE, *Über d. feineren Bau d. Rinde d. kleinen Gehirns.* Rostock 1863. — WALDEYER, *Ztschr. f. rat. Med.* III R. 1863. Bd. XX. p. 193. — B. STILLING, *Neue Unters. üb. d. Bau d. kleinen Gehirns.* Hft. II. Cassel 1867. p. 28. — OBERSTEINER, *Beitr. z. Kenntn. e. feineren Bau d. Kleinhirnrinde.* Wien 1869. — HENLE u. MERKEL, *Ztschr. f. rat. Med.* III. R. 1869. Bd. XXXIV. p. 49. — BEEVOR, *Arch. f. Physiol.* 1883. p. 365.

verschiedenen Zentralteile trotz der zweifellosen Verschiedenheit ihrer physiologischen und psychischen Leistungen zu erkennen sind, so ist damit zugleich auch der Grund angegeben, weswegen die Hoffnung, histologischerseits ausreichende Unterlagen zur Erklärung des Wesens der so mannigfaltigen cerebralen Thätigkeitsäußerungen zu gewinnen, nur geringe Aussichten auf Erfüllung besitzt, und weswegen wir vorderhand wenigstens darauf verzichten müssen, mehr durch das Mikroskop zu erlangen, als die Erkenntnis der Bahnen, Entstehungsherde und Wirkungsstätten, auf und in welchen die nervösen Prozesse ablaufen.

Unsre histologische Schilderung des Hirnbaus knüpft an denjenigen Teil des Hinterhirns an, welcher direkt aus dem Rückenmark hervorgehend

Fig. 181.



zwischen ihm und den höher aufwärts gelegenen Regionen des Zentralnervensystems die anatomische Verbindung herstellt, an das verlängerte Mark[1], die *medulla oblongata*. Fig. 181.[2] Die *medulla oblongata* ist ebenso wie das Rückenmark aus zwei symmetrisch gebauten Hälften zusammengesetzt, von

---

[1] Vgl. B. STILLING, *Unters. üb. d. Bau d. Nervensystems.* II. Hft. (*Über d. Medulla oblongata.*) Erlangen 1843; *Unters. üb. d. Bau u. d. Verricht. d. Gehirns.* I. Hft. (*Über d. Bau d. Gehirnknotens oder d. Varolischen Brücke.*) Jena 1846. — SCHROEDER VAN DER KOLK, *Bau u. Funct. d. Med. spin. u. oblongata* etc. Aus d. Holländ. von THEILE. Braunschweig 1859. — O. DEITERS, *Unters. üb. Gehirn u. Rückenmark d. Menschen u. d. Säugethiere.* Herausgegeben von M. SCHULTZE. Braunschweig 1865. — KOELLIKER, *Handbch. d. Gewebelehre.* 5. Aufl. Leipzig 1867. p. 282. — DEAN, *The gray subst. of the med. oblong. and trapezium.* Washington 1864. — CLARKE, *Researches on the intimate structure of the brain.* London 1868. — HENLE, *Handb. d. system. Anat.* 2. Aufl. Braunschweig 1879. Bd. III. 2. Abth. p. 204. — STIEDA, *Stud. üb. d. centrale Nervensyst. d. Vögel u. Säugethiere.* Leipzig 1868. (Separatabdruck a. d. *Ztschr. f. wiss. Zool.* Bd. XIX.) — W. KRAUSE, *Handb. d. menschl. Anat.* 3. Aufl. Hannover 1876. Bd. I. p. 407. — FLECHSIG, *Die Leitungsbahnen im Gehirn u. Rückenmark des Menschen.* Leipzig 1876. p. 319, u. *Arch. f. Anat.* 1881. p. 12 (19). — SCHWALBE, *Lehrb. d. Neurologie.* Erlangen 1880. p. 390 u. fg.

[2] Verkleinerte Kopie d. ausgezeichneten Durchschnittszeichnung in STILLING, *Über d. Medulla oblongata.* Taf. VI. Erlangen 1843. Schnittgegend ca. 2 mm oberhalb d. Beginns d. *sin. quart.*

denen jede in drei schon mit unbewaffnetem Auge erkennbare Abschnitte, die Pyramiden *p*, die Oliven *o* und die strickförmigen Körper *r* zerfällt, welche Abschnitte indessen keineswegs irgend einem der am Rückenmarke unterschiedenen Segmente kongruent sind. Das untere Markende der menschlichen *medulla oblongata* ist makroskopisch durch den Austritt der Wurzeln des ersten *n. cervicalis* gekennzeichnet, mikroskopisch durch den etwa ebenda stattfindenden Abschlufs einer in der Ursprungsregion des zweiten Cervikalnerven beginnenden Verlaufsveränderung der Pyramidenseitenstränge der *medulla spinalis* (*P B.* s. Fig. 179 p. 12), deren bis dahin parallel zur Markachse dahinziehende Fasern hier eine schräg aufwärts gewandte Richtung einzuschlagen anfangen und von beiden Seiten her durch die graue Substanz des Vorderhorns hindurchbrechend sich unter Wiederaufnahme ihrer longitudinalen Verlaufsrichtung den Pyramidenvordersträngen (*P B.* Fig. 179) anschliefsen (FLECHSIG). Letzeres geschieht aber nicht etwa in der Art, dafs sich jeder Pyramidenseitenstrang dem gleichseitigen Pyramidenvorderstrang zugesellt, sondern so, dafs sich der rechte Pyramidenseitenstrang in der vorderen weifsen Kommissur zum linken Pyramidenvorderstrang und umgekehrt der linke Pyramidenseitenstrang an der gleichen Stelle zum rechten Pyramidenvorderstrang begibt. Die Pyramidenseitenstränge unterliegen demnach am Boden der *fissura longitudinalis anter.* des Marks einer vollständigen Kreuzung und bedingen gleichzeitig durch ihre Vereinigung mit den betreffenden Hälften der Pyramidenvorderstränge die Bildung neuer Faserstränge, der symmetrisch zu beiden Seiten der vorderen Längsspalte gelagerten Pyramiden (*p* Fig. 181). Wählt man die letzteren, wie gewöhnlich, zum Ausgangspunkte der Beschreibung, so ist also die Übergangsstelle der *medulla oblongata* in die *medulla spinalis* durch eine partielle Kreuzung der Pyramiden, die sogenannte untere oder grofse Pyramidenkreuzung, *decussatio pyramidum*, charakterisiert. Wie FLECHSIG gezeigt hat, schwankt die Quantität der sich kreuzenden Pyramidenfasern individuell sehr erheblich, ja es kann die Kreuzung bisweilen sogar vollständig fehlen und die gesamte Fasermasse der Pyramiden in den korrespondierenden Vorderstrang des Marks übergehen. Wo indessen eine Kreuzung existiert, sind beim Menschen an der Bildung der Pyramiden des verlängerten Marks regelmäfsig sowohl gewisse Abschnitte der Vorder- als auch solche der Seitenstränge des Rückenmarks beteiligt. Die Evidenz dieses zuerst von FLESCHSIG präzis formulierten anatomischen Lehrsatzes scheint uns durch die Schärfe der von demselben Beobachter verwerteten bereits früher besprochenen entwickelungsgeschichtlichen Untersuchungsmethode hinreichend gesichert. Aufserdem läfst sich aber wenigstens die Beziehung der Seitenstränge zur Pyramidenbildung auch an Schnittpräparaten des ausgebildeten Marks, wo sie zuerst von KOELLIKER, dem fast alle neueren Anatomen zustimmen, richtig erkannt wurde, ohne grofse Schwierigkeit bestätigen. Es müssen demnach die abweichenden Angaben SCHROEDER VAN DER KOLKS[1], STILLINGS[2] und DEITERS', von denen der erstere die Pyramiden der Hauptsache nach aus den gekreuzten Vordersträngen hervorgehen läfst, die letzteren beiden in den Pyramiden ein ganz neues der *medulla oblongata* angehöriges Fasersystem erblicken, auf irrtümlichen Deutungen der mikroskopischen Bilder beruhen. Bei Tieren freilich braucht die Pyramidenbildung nicht dem von FLECHSIG aufgestellten Schema der menschlichen Pyramidenbildung zu gehorchen. Denn wie STIEDA zuerst entdeckt und FLECHSIG[3] bestätigt hat, gehen bei der Maus die Pyramiden zum wesentlichsten Anteile aus den gekreuzten Hintersträngen hervor, eine Erfahrung, welche eine sehr entschiedene Warnung in sich birgt, die Ergebnisse physiologischer Versuche am tierischen Rückenmark ohne weiteres auf den Menschen zu übertragen. Fraglich bleibt dagegen, auf welchen

---

[1] SCHROEDER VAN DER KOLK. *Bau u. Funct. d. Med. spin. u. oblong.* Aus d. Holländ. von THEILE. Braunschweig 1859. p. 89 u. 92.

[2] STILLING. *Über d. Medulla oblongata.* Erlangen 1843. p. 27.

[3] STIEDA. *Stud. üb. d. centrale Nervensyst. d. Vögel u. Säugethiere.* Leipzig 1868. (Separatabdruck a. d. *Ztschr. f. wiss. Zool.* Bd. XIX.) p. 68. — FLECHSIG. *Über Systemerkrankungen im Rückenmark.* I. Hft. Leipzig 1878. p. 57.

Faserbeimengungen die Dickenzunahme der Pyramiden oberhalb des vollendeten Zusammenflusses der medullaren Pyramidenbahnen beruht. Nach FLECHSIGS[1] Entwickelungen ist weder anzunehmen, dafs hierbei die aus den Kernen der GOLLschen Stränge (*funic. graciles*) heraustretenden Fasermassen, welche ebenfalls vor der vorderen Markkommissur eine Kreuzung (kleine obere Pyramidenkreuzung) erleiden und sich sodann den Pyramiden äufserlich anlegen, eine Rolle spielen, noch dafs Fasern aus den weifsen Hintersträngen oder den grauen Hinterhörnern die Volumensvermehrung der eigentlichen Pyramiden bedingen. Auf der andren Seite ist die Beteiligung der soeben aufgeführten nervösen Substanzen an der Pyramidenbildung sehr bestimmt von KOELLIKER[2] behauptet worden. Erweisen sich die Ausstellungen FLECHSIGS als begründet, woran bei der überraschenden Schärfe seiner Untersuchungsmethode kaum zu zweifeln ist, so bleiben zur Erklärung des thatsächlichen Dickenwachstums der Pyramiden oberhalb der unteren grofsen Kreuzungsstelle nur zwei Wege übrig. Einmal könnte dasselbe zurückgeführt werden auf die von CLARKE und DEAN[3] beschriebenen Fasern, welche transversalen Verlaufs von dem Pyramidenkern (s. u.) her in die Pyramiden eindringen und daselbst vermutlich Längsverlauf annehmen, oder aber auf Fasern, welche sich den zum Rückenmark hinabsteigenden Pyramidenfasern äquivalent verhielten und wie diese zum Grau der *medulla spinalis*, so ihrerseits zum Grau der Rautengrube, d. i. den Nervenkernen derselben in intimerer Beziehung ständen. Für die letztere Auffassung sprechen die klinischen Erfahrungen BRISSAUDS[4], ohne jedoch die angeregten Fragen zu entscheiden.

Im Bereiche des ersten Cervikalnerven und der Ursprungsstelle der untersten Hypoglossuswurzeln liegen den neugebildeten Vordersträngen der *medulla oblongata*, den Pyramiden, lateralwärts immer noch die Reste der medullaren Vorderstranggrundbündel (*VG* Fig. 179) an. Weiter aufwärts nach der Eröffnung des medullaren Zentralkanals in den vierten Ventrikel schieben sich aber zwischen beide Fasermassen neue der *medulla oblongata* eigentümliche nervöse Bildungen ein, die grauen Massen der Oliven (*o* Fig. 181) samt ihren Anhängen, dem Pyramidenkern (*pk* Fig. 181), ***nucleus pyramidalis***, und der Nebenolive (*sn* Fig. 181), ***nucleus olivaris accessorius***, durch welche die Vorderstrangreste (Vorderstranggrundbündel FLECHSIGS) median- und rückwärts verdrängt werden. Die graue Substanz der Oliven erscheint auf dem Querschnitte der *medulla oblongata* in Form eines Hufeisens, dessen Bogen vielfach gefältelt und dessen Öffnung medianwärts der die Mittelebene des verlängerten Marks einnehmenden Naht oder Raphe (*s* Fig. 181) zugekehrt ist; sie enthält zahlreiche kleine, meist gelblich pigmentierte, mit den bekannten (s. Bd. I. p. 517) morphologischen Eigenschaften versehene multipolare Ganglienzellen und umschliefst kapselförmig einen Zug markhaltiger Nervenfasern, welcher durch die Öffnung des Hufeisens, den Hilus der Olive, eindringt und sich an dem ganzen inneren Umfange der grauen Substanz pinselförmig ausbreitet. Von einem Teil dieser Fasern wird angenommen, freilich ohne strengen Beweis, dafs sie an den Ganglienzellen der Oliven endigen, der Rest durchbohrt dagegen die graue Masse der letzteren, um sich einerseits den Fasermassen der strickförmigen Körper beizumischen, anderseits die äufsere Oberfläche der Olive, ihren Windungen genau folgend, in Zirkeltouren zu umspinnen. Die graue Substanz des Pyramidenkerns und der Nebenolive gleicht derjenigen der Oliven in allen wesentlichen Punkten; ersterer (*pk* Fig. 181) liegt am Hilus der Olive in der medianwärts verlängert gedachten Trennungslinie der Pyramiden- und Olivenstränge, letzterer (*sn* Fig. 181) bildet in Form einer dünnen schwach konkaven Platte die Grenze zwischen dem Olivenhilus und den strangför-

---

[1] FLECHSIG, a. a. O. p. 320, u. *Über Systemerkrankungen im Rückenmark.* I. Hft. Leipzig 1878. p. 56 u. 105.

[2] KOELLIKER, *Handb. d. Gewebelehre.* 5. Aufl. Leipzig 1867. p. 285 u. 294.

[3] Vgl. KOELLIKER, a. a. O. p. 289.

[4] BRISSAUD, *Progrés médic.* 1879. No. 40 u. 41; *Referat im Ctrbl. f. d. medic. Wiss.* 1880. p. 299.

förmigen Körpern (*r* Fig. 181) der *medulla oblongata*, den *corpora restiformia*, welche eine durch Anhäufungen grauer Substanz, die Kerne der GOLLschen und der Keilstränge des Marks, unterbrochene Fortsetzung der medullaren Hinterstränge und eine direkte der Kleinhirnseitenstrangbahnen (FLECHSIG) darstellen. Seit- und hinterwärts von den Oliven gelegen bilden sie den äufsersten und am meisten rückwärts gekehrten Abschnitt der *medulla oblongata* und erscheinen dem unbewaffneten Auge als eine unmittelbare Fortsetzung der weifsen Hinterstränge der *medulla spinalis*, welche in der Ebene der Schädelapertur, des *foramen magnum*, auseinanderweichen und in divergierendem Verlauf den lateralen Flächen der *medulla oblongata* zustreben. Die graue Substanz der *medulla spinalis*, welche bis dahin nach hinten zu von den weifsen Hintersträngen bedeckt war, wird demnach an dieser Stelle nach rückwärts freigelegt, erfährt zugleich aber auch ihrerseits eine Umlagerung insofern, als sich ihre hinteren Partien unter Eröffnung des medullaren Zentralkanals nach auswärts auseinanderklappen und sich von nun an nicht mehr hinterwärts, sondern lateralwärts der ehemals vor dem Zentralkanal befindlichen grauen Masse anschliefsen. Während die graue Substanz des Rückenmarks bekanntlich einen kompakten, nur von einem engen Kanal durchbohrten, überall aber von weifser Substanz umhüllten Kern darstellt, überzieht ihre direkte Fortsetzung (*g* Fig. 181) innerhalb des verlängerten Marks die freie Rückenfläche desselben in flächenhafter Schicht, nur durch eine seichte Rinne, die letzte Spur des medullaren Zentralkanals, in zwei symmetrische, links und rechts von der Mittellinie gelegene Hälften gesondert. Dieses flächenhafte Grau der *medulla oblongata* hat ungefähr die Gestalt eines langgestreckten Rhombus, dessen längste Diagonale mit der Medianlinie zusammenfällt, dessen beide spitze Winkel also der eine hirnwärts, der andre medullarwärts schauen, und bildet den Boden der sogenannten Rautengrube, welche hirnwärts sich in den *aquaeductus Sylvii* eröffnet, medullarwärts in den *canalis centralis* des Marks ausmündet. Das zugespitzte Ende, mit welchem das flächenhafte Grau des verlängerten Marks in diesen Kanal eindringt, führt den Namen des *calamus scriptorius*.

Die graue Substanz der Rautengrube ist derjenigen des Rückenmarks ganz konform gebaut. Sie enthält eine grofse Zahl multipolarer Ganglienzellen, deren einzelne deutlich geschiedene Gruppen seit STILLING als Nervenkerne bezeichnet werden und sicher wohl auch zu den motorischen Gehirnnerven in direkter Beziehung stehen; ob zu den sensibeln ebenfalls, wird von STIEDA bestritten, und mufs in der That um so zweifelhafter erscheinen, als unmittelbare Übergänge sensibler Nervenfasern in Ganglienzellen bisher nirgend zu konstatieren gewesen sind (s. o. p. 10). Eine Entscheidung hierüber wird erneuten Spezialuntersuchungen überlassen bleiben müssen; eines steht in jedem Falle fest, dafs nämlich alle eigentlichen Gehirnnerven vom Oculomotorius bis zum Hypoglossus (*XII* Fig. 181) aus der *medulla oblongata* und ihren nächsten Adnexen neu hervorgehen, was nach unsern histologischen Anschauungen über die zentrale Ursprungsweise aller Nerven auf eine wesentliche Beteiligung der grauen Substanzmassen der *medulla oblongata* hinweist. Nur der Opticus und der Olfactorius verfügen über besondere Ursprungsstätten innerhalb des Grofshirns. Das Grau der Rautengrube steht dem gesagten zufolge in kontinuierlichem Zusammenhang mit dem Grau des Rückenmarks und verhält sich hierin also ganz analog den medullaren Vorderstranggrundbündeln, Pyramiden- und Kleinhirnseitenstrangbahnen, welche ebenfalls ohne Unterbrechung aus der *medulla spinalis* in die *medulla oblongata* übergehen. Ein ganz ähnliches Schicksal haben endlich auch die bisher unberücksichtigt gelassenen vorderen Abschnitte der medullaren Seitenstränge (*Sl* u. *Sv* Fig. 179). Auch sie dringen ununterbrochenen Zuges in das verlängerte Mark vor und schieben sich daselbst zwischen die Oliven und die Strickkörper ein, ohne jedoch medianwärts mit der Raphe in Berührung zu kommen, welche von ihnen durch die bereits erwähnten Fortsetzungen der medullaren Vorderstrang-

grundbündel (*Vg* Fig. 179) und der Olivenfasern getrennt bleibt. Von der Raphe strahlen indessen zahlreiche Nervenfasern aus, *fibrae transversales internae*, welche die longitudinalen Fasermassen der *medulla oblongata* rechtwinkelig kreuzen und in eine grofse Menge kleiner Bündel zerspalten. Das zierliche Netzwerk, welches hierdurch entsteht, wird als *formatio reticularis* (*fr* Fig. 181) der *medulla oblongata* beschrieben und beherbergt in seinen Balken viele multipolaren Ganglienzellen. Von letzteren wird mit Wahrscheinlichkeit angenommen, dafs sie Endstationen der hier besprochenen Abschnitte der medullaren Seitenstränge darstellen[1] (Reflexfeld der *medulla oblongata*). Was schliefslich die aus der Raphe hervortretenden transversalen Fasermassen betrifft, so sind dieselben höchstens zu einem kleinen Teile als Kommissurenfasern anzusehen, welche die beiden Hälften der *medulla oblongata*, speziell die Oliven und die Nervenkerne, untereinander leitend verbinden, gröfstenteils kommt ihnen wohl nur die Bedeutung von Passanten zu, welche anderweitig gelegenen Endstationen zustreben. Als Ursprungsstätten dieser zweiten, an Zahl überwiegenden Art von transversalen Fasern werden die grauen Kerne der Goll-schen und der Keilstränge (*funiculi graciles* und *cuneati*), ferner die *nuclei arciformes* (*na* Fig. 181) bezeichnet, welche letzteren stellenweise der vorderen Fläche der Pyramiden- und Olivenstränge angeschmiegt liegen. Wenigstens vermutet man, dafs aus diesen grauen Kernen die *fibrae arciformes* (*b* Fig. 181) oder *fibrae transversales externae* hervorgehen, welche den ganzen äufseren Umfang des verlängerten Marks ringförmig umspannen, und weifs, dafs die letztgenannte Faserkategorie in die Raphe eindringt, sich daselbst kreuzt und in die Bahn der *fibrae transversales internae* umbiegt. Hinsichtlich des weiteren Verbleibs derselben scheint festzustehen, dafs sie in die Bahn der strickförmigen Körper und von dort in das Cerebellum gelangen.[2]

Die innige Verflechtung der verschiedenartigsten zentrifugal- und zentripetalleitenden Fasersysteme, die Gegenwart zahlreicher Ganglienzellen, die zum Teil nachweisbare Verbindung beider nervöser Elemente untereinander, die Verkettung ferner der symmetrisch zur Mittellinie entwickelten beiden Markhälften durch transversale Nervenbahnen, endlich die enge Zusammenhäufung aller dieser Gebilde innerhalb der relativ kleinen Körpermasse der *medulla oblongata*, Momente, welche sich aus der vorstehenden histologischen Skizze des verlängerten Marks unmittelbar ergeben, sprechen in nicht mifszuverstehender Weise für die hohe physiologische Bedeutsamkeit desselben und erläutern seine bereits früher (p. 59) betonte Befähigung zur Auslösung allgemeiner Reflexbewegungen. Es bliebe noch übrig, den Ursprung, Verlauf und die Verbindungen der aus dem Grau der *medulla oblongata* hervorgehenden Gehirnnerven näher zu schildern. Wir halten es jedoch für zweckmäfsiger, die spezielle Lösung dieser Aufgabe auf den nächsten Paragraphen zu verschieben, und gedenken hier nur einen allgemeinen Gesichtspunkt in bezug auf dieselbe zu erledigen, die Frage nämlich, ob und in welcher Weise die von der *medulla oblongata* entspringenden Nerven eine Kreuzung erleiden.

Pathologische und physiologische Beobachtungen stimmen darin überein, dafs innerhalb des Rückenmarks die motorischen Nervenwurzeln keiner, die sensibeln einer partiellen Kreuzung unterliegen (s. o. p. 39). Da einseitige Gehirnverletzungen der Regel nach aber Bewegungslähmung auf der entgegengesetzten Körperhälfte zur Folge haben, so ist anzunehmen, dafs sich zwar nicht die aus dem Rückenmarksgrau entspringenden motorischen Wurzeln selbst, wohl aber die ihre Ursprungsstätten mit den cerebralen Willenszentren verbindenden Leitungsfasern oberhalb des Rückenmarks, vielleicht innerhalb der Pyramiden, kreuzen. Über das Verhalten der Gehirnnerven, von welchen

---

[1] Vgl. KOELLIKER, a. a. O. p. 294.

[2] Vgl. KOELLIKER, a. a. O. p. 294 u. 295. — MEYNERT, *Arch. f. Psychiatr.* 1873—74. Bd. IV. p. 402. — W. KRAUSE, *Handb. d. menschl. Anat.* 3. Aufl. Hannover 1876. Bd. I. p. 414. — FLECHSIG, a. a. O. p. 328.

ebenfalls durch physiologische und pathologische Erfahrung festgestellt ist, dafs sie irgendwo eine Kreuzung erfahren müssen, bestehen anatomischerseits dagegen Differenzen. STILLING, KOELLIKER, ebenso CLARKE, DEAN und DEITERS[1] wollen sich von der Existenz einer Kreuzung der Ursprungsfasern wenigstens bei einigen Gehirnnerven (am XII, XI, IX, VII, V und III) überzeugt haben. SCHROEDER VAN DER KOLK dagegen behauptet, dafs nicht die Fasern der Nervenstämme selbst, sondern, gerade wie im Rückenmark, erst die Verbindungsfasern, welche die Zentren des Gehirns und des verlängerten Marks untereinander in Verbindung setzen, innerhalb der *medulla oblongata* von einer Seite zur andren herübertreten. W. KRAUSE[2] unterscheidet zwischen motorischen und sensibeln Gehirnnerven und vindiziert nur den letzteren (*Vagus*, *Glossopharyngeus*, *Acusticus* und *portio major n. trigemini*) eine partielle Kreuzung. Völlig negative Ergebnisse hinsichtlich einer anatomisch wahrnehmbaren Kreuzung der Gehirnnerven finden sich endlich in den Darstellungen HENLES und STIEDAS[3] verzeichnet.

Unsre histologische Darstellung hat sich jetzt den aufwärts von der *medulla oblongata* gelegenen Hirnteilen zuzuwenden, welche mit ihr in nächster Verbindung stehen, im Bereiche des Hinterhirns also dem Kleinhirn, *Cerebellum*, in demjenigen des Mittelhirns der Varolsbrücke, *pons Varolii*, und den Vierhügeln, *corpora quadrigemina*. Den Schlufsstein des Ganzen würde sodann die Schilderung der Nervenfaserbahnen und Nervenzentren innerhalb des Vorderhirns bilden, dessen wichtigste Teile, die Hemisphären des Grofshirns, durch die beiden Grofshirnschenkel, *pedunculi cerebri*, mit dem Mittelhirn und auf den Nervenwegen des letzteren auch mit dem Hinterhirn kommunizieren. Diese gewaltige Aufgabe, deren Lösung ganze Generationen von Forschern beschäftigt hat und noch beschäftigen wird, reduziert sich den von uns hier zu erfüllenden Ansprüchen gegenüber darum sehr erheblich, weil uns nur von Wichtigkeit ist, die anatomischen Verknüpfungen derjenigen Nervenbahnen und Nervenzentren genauer kennen zu lernen, welche ihren physiologischen Beziehungen nach bereits unserm Verständnisse erschlossen oder doch näher gerückt sind, solche Gehirnbezirke mit scharf bestimmbarer Funktion aber gegenwärtig nur in sehr beschränkter Zahl statuiert werden können. Das übrige sehr reichhaltige Detail des Gehirnbaus dagegen gedenken wir nur in sehr allgemein gehaltener Form zu berücksichtigen und verweisen den eine speziellere Einsicht wünschenden Leser auf die unten verzeichneten anatomischen Abhandlungen und Lehrbücher.[4]

Wie sich aus unsrer Beschreibung des verlängerten Marks ergibt, erfahren die in dasselbe zu verfolgenden Abteilungen der *medulla spinalis* der Mehrzahl nach eine sehr weitgehende Umlagerung. Die nächste Veränderung, welche anatomischerseits zu konstatieren ist, wird abermals durch eine Umgestaltung rein örtlicher Beziehungen bedingt, hat jedoch eine noch tiefer greifende Wirkung, insofern als sie zu einer gänzlichen Loslösung gewisser Abschnitte der *medulla oblongata* führt. Und zwar sind es die Strickkörper, welche, den Stamm des verlängerten Marks verlassend, die ganze Masse ihrer markhaltigen Fasern in das die *medulla oblongata* von oben her zudeckende Kleinhirn, *Cerebellum*, entsenden. In Rücksicht auf dieses anatomische Verhältnis beider Zentralorgane hat man die zum Kleinhirn emporsteigenden Fortsetzungen der Strickkörper Kleinhirnstiele, *pedunculi cerebelli ad medullam oblongatam*, genannt. Ihr Schicksal im Kleinhirn ist noch nicht mit genügender Sicherheit ermittelt. Um die hierüber durch FLECHSIG

---

[1] KOELLIKER, *Handb. d. Gewebelehre*. 5. Aufl. Leipzig 1867. p. 293.
[2] W. KRAUSE, *Handb. d. menschl. Anat.* 3. Aufl. Hannover 1876. Bd. I. p. 421 u. 429.
[3] HENLE, *Handb. d. system. Anat.* Braunschweig. Bd. III. 2. Aufl. 1879. 2. Abth. p. 234. — STIEDA, a. a. O.
[4] Vgl. HENLE, *Handb. d. system. Anat.* etc. — W. KRAUSE, *Handb. d. menschl. Anat.* etc. — STILLING, *Neue Unters. üb. d. Bau d. kleinen Gehirns des Menschen.* Cassel 1878. — MEYNERT, STRICKERS *Handb. d. Lehre v. d. Geweben.* Leipzig 1868—71. Bd. II. p. 694. — G. SCHWALBE, *Lehrb. d. d. Neurol.* Erlangen 1880. p. 390.

und durch Stilling gewonnenen Aufschlüsse zu verstehen, müssen wir jedoch erst auf die Zusammensetzung des Cerebellum selbst einen kurzen Blick geworfen haben, wobei wir freilich auch hier wieder die äufsere allgemeine Konfiguration des betreffenden Organs, wie sie die deskriptive Anatomie lehrt, als bekannt annehmen. Was an diesem Orte der Betonung bedarf, bezieht sich im wesentlichen auf die Verteilung der grauen und weifsen Substanz im Kleinhirn.

Die weifse Substanz des Cerebellum überwiegt quantitativ die graue sehr erheblich und macht gleichsam den Grundstock des ganzen Organs aus, sowohl seiner zwei Hemisphären als auch des Verbindungsstücks derselben, des Wurms. Die graue Substanz findet sich lagerweise zerrissen in beiden Hauptabschnitten des Cerebellum und bedarf deshalb einer genaueren topographischen Erörterung. Was zuvörderst ihr Vorkommen im Wurm betrifft, so bildet sie in jeder Seitenhälfte desselben links und rechts von der in sagittaler Richtung verlaufenden Mittellinie dicht an seiner unteren freien Fläche einen einzigen gut umschriebenen Kern, welcher von der vierten Gehirnhöhle nur durch eine sehr dünne Lage markhaltiger Fasern geschieden, in das Dachgewölbe jener Höhle also eingebettet ist und daher den Namen des Dachkerns erhalten hat. In den Hemisphären findet man dagegen graue Masse an mehrfachen Stellen. Erstens trifft man sie in flächenhafter Ausbreitung als Rindenüberzug der ganzen freien, bekanntlich sehr reich zerklüfteten Hemisphärenoberfläche, graue Rinde des Cerebellum, zweitens in der weifsen Marksubstanz jeder Hemisphäre als *corpus dentatum* oder *ciliare*, ein der äufseren Erscheinung nach an die Olive der *medulla oblongata* erinnerndes Gebilde und auch wie diese nahe der Öffnung seiner im ganzen hufeisenförmigen, im einzelnen vielfach gefältelten Krümmung mit zwei Nebenkernen versehen, dem Pfropf oder Embolus, und dem Kugelkern (Stilling).[1] Nach allem, was wir über die Bedeutung der grauen Substanz wissen, kann nicht zweifelhaft sein, dafs auch diejenige des Cerebellum die Aufgabe hat, Nervenfasern und Nervenzellen untereinander in Verbindung zu setzen. Jedoch mufs von vornherein zugestanden werden, dafs ein direkter Übergang markhaltiger Nervenröhren des Kleinhirns in die Ganglienzellen seiner grauen Massen in Wirklichkeit noch nicht beobachtet worden ist. Für die Ganglienzellen der grauen Rinde bedarf es freilich eines solchen unmittelbaren Nachweises am wenigsten, da jede derselben einen sehr deutlich erkennbaren, immer dem weifsen Innern des Cerebellum zugewandten Achsencylinderfortsatz besitzt, von diesem aber aus Gründen der Analogie angenommen werden darf, dafs er sich weiterhin mit Myelin umhüllt und in eine markhaltige Nervenfaser verwandelt. Bei den übrigen grauen Massenteilen des Kleinhirns erschliefst man die intimere Beziehung zu den markhaltigen Nervenfasern nur daraus, dafs man sie den Zugrichtungen der letzteren als Zielpunkte dienen sieht. Fragen wir nun, wie sich die *pedunculi cerebelli ad medullam oblongatam*, also die ehemaligen *funiculi restiformes*, von diesem Gesichtspunkte aus verhalten, so erfahren wir von Stilling, dafs ein Kontingent ihrer Fasern teils in den Hilus des *corpus dentatum* eindringt, die sogenannten intraciliaren Fasern Stillings, ein andres in die äufsere Umgebung desselben ausstrahlt, die extraciliaren Fasern Stillings. Und zu ganz ähnlichen Ergebnissen gelangt man dem letztgenannten Forscher gemäfs auch hinsichtlich der beiden noch übrigen bisher unerwähnt gebliebenen Kleinhirnstiele, der *pedunculi cerebelli ad corpora quadrigemina* und *ad pontem Varolii*, welche das Kleinhirn mit zwei Abteilungen des Mittelhirns, den Vierhügeln und der Brücke, verbinden; Abweichungen bieten sich nur insofern dar, als die Vierhügelschenkel ihre extraciliaren Bündel nicht allein aus der äufseren Umgebung der *corpora dentata* und der verschiedenen Lappen der Hemisphären, sondern auch aus den Nebenkernen derselben, dem Pfropf und der Kugel, und aus dem Dach-

[1] B. Stilling, *Unters. üb. d. Bau d. kleinen Gehirns des Menschen.* Kassel 1867. Hft. II. p. 24, u. Hft. III. 1878. (*Neue Unters.*) p. 308 u. fg.

kern zu beziehen scheinen, in den Brückenschenkeln bisher überhaupt nur extraciliare Faserbündel nachzuweisen waren.[1] In bezug auf den ersten Ausnahmepunkt wäre indessen hinzuzufügen, dafs FLECHSIG[2] einen gewissen Faserteil auch des *pedunculi cerebellus ad medullam oblongatam*, die direkten Kleinhirnseitenstrangbahnen, nach dem Wurm (Oberwurm) umbiegen sah, zur Unterstützung des zweiten darauf aufmerksam zu machen, dafs bei Kaninchen die beiden Brückenschenkel mit dem wesentlichsten Teile ihrer Fasern in je einen von dem eigentlichen Kleinhirnkörper gänzlich abgelösten Lappen, den in eine tiefe Grube des Schläfenbeins eingebetteten *lobulus posterior* (wohl fälschlich von W. KRAUSE *flocculus* genannt) einmünden (ECKHARD).[3] Resumieren wir kurz die mitgeteilten anatomischen Daten, so wäre das Cerebellum als ein komplizierter durch graue Ganglienmassen unterbrochener Nebenweg zwischen gewissen Abteilungen des Rückenmarks und der *medulla oblongata* einerseits, Mittelhirn und Grofshirn anderseits anzusprechen. Denn ohne Frage werden zu demselben auf den Bahnen der drei Kleinhirnstiele ganz beträchtliche Fasermengen entsendet, sowohl von seiten des Markgraus und des Reflexfeldes der erstgenannten beiden Teile des Zentralnervensystems, als auch von seiten der grauen Massen der Linsenkerne und Streifenhügel, d. i. der sogenannten Ganglien des Grofshirns.

Aus der Fortsetzung der *formatio reticularis*, der Pyramiden und der Vorderstrangreste der *medulla oblongata* und den mit diesen Elementen verflochtenen Brückenschenkeln des Kleinhirns entwickelt sich die von zahlreichen Haufen grauer Substanz durchsäte Brücke. Oberwärts derselben nähern sich konvergenten Laufs die Faserbündel der aus beiden Hemisphären heraustretenden Vierhügelschenkel, treffen in der sagittalen Mittellinie des Gehirns aufeinander, kreuzen sich vollständig und strahlen sodann, nachdem sie die *corpora quadrigemina* durchsetzt haben, der rechte Vierhügelschenkel in die linke Grofshirnhemisphäre, der linke in die rechte aus.[4] Der spitze Winkel, unter welchem die Vierhügelschenkel zusammenstofsen, ist zugleich der obere Winkel der Rautengrube, der Ort, an welchem sie in den *aquaeductus Sylvii* ausmündet. Sämtliche von den Vierhügeln und der Brücke grofshirnwärts abgehenden Nervenbündel lagern sich schliefslich übereinander, nur geschieden durch eine dünne Platte grauer Substanz (*substantia nigra sn* Fig. 182), welche unmittelbar mit dem Grau des *aquaeductus Sylvii* und durch dieses mit dem der Rautengrube zusammenhängt. Die beiden symmetrisch zur Mittellinie gelegenen massigen Stränge, welche hieraus resultieren, sind die Grofshirnschenkel, die *pedunculi cerebri*, deren oberhalb der *substantia nigra* befindlicher Abschnitt Tegmentum (*T* Fig. 182), deren unterhalb befindlicher Basis (*B* Fig. 182), heifst. Die obere Abteilung, das Tegmentum, enthält einen grauen Kern (*nucleus tegmenti nt* Fig. 182), die Fasern beider Abteilungen stellen aber schliefslich die einzigen Verbindungen dar, auf welchen die wechselsweisen funktionellen Beziehungen zwischen dem Grofshirn und den übrigen peripherer gelegenen nervösen Apparaten unterhalten werden können. Wissenswert mufs es daher vor allem erscheinen, ob sich in ihnen bestimmte Arten peripherer Fasersysteme mit Sicherheit wiedererkennen lafsen. Bis vor kurzem war hierüber kaum irgend eine Thatsache von Bedeutung anatomisch festgestellt. Gegenwärtig haben die pathologischen Beobachtungen TUERCKS, VULPIANS, namentlich aber CHARCOTS[5] in vollkommenen Einklange mit den Ergebnissen der von

---

[1] STILLING, *Neue Unters. üb. d. Bau d. kleinen Gehirns des Menschen.* Cassel 1878. p. 299 u. 301.

[2] FLECHSIG, *Die Leitungsbahnen* etc. p. 327.

[3] ECKHARD, *Beitr. z. Anat. u. Physiol.* Giefsen 1872. Bd. VI. p. 58.

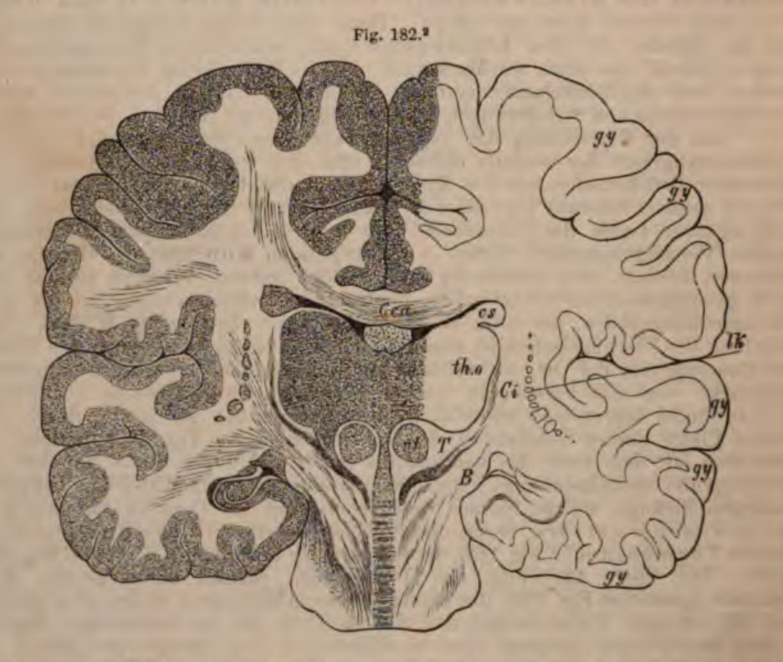
[4] B. STILLING, *Unters. üb. d. Bau u. d. Verricht. d. Gehirns.* I. (*Über d. Bau d. Gehirnknotens oder d. Varolischen Brücke.*) Jena 1846.

[5] TUERCK, *Wiener Stzber.* Math.-natw. Cl. 1853. Bd. XI. p. 99. — VULPIAN, *Leçons sur la physiol. du système nerveux.* Paris 1866. p. 649. — CHARCOT, *Leçons sur les localisations dans les maladies du cerveau.* Paris 1875. p. 145 u. fg.

FLECHSIG[1] geübten entwickelungsgeschichtlichen Methode wenigstens ein fundamentales Resultat zutage gefördert: den kontinuierlichen Verlauf der Pyramidenfasern durch die Basis (*B* Fig. 182) der Grofshirnstiele zu den Zentralwindungen der gleichseitig gelegenen Hemisphäre.

Ob die Pyramidenfasern hier an den vielfach übereinander geschichteten multipolaren Ganglienzellen der grauen Rindenmassen enden, welche, wie beim Kleinhirn so auch im Grofshirn die freien Oberflächen der Hemisphärenwindungen überziehen, ist wahrscheinlich, vorderhand aber noch nicht durch direkte Beobachtungen sicher gestellt. Zweifellos scheint nur, dafs sie keine direkte Beziehung zu den übrigen grauen Kernen der Grofshirnhemisphären, den Linsenkernen, den geschwänzten Kernen und den Sehhügeln besitzen. Denn einmal lehren die Beobachtungen CHARCOTS auf das bestimmteste, dafs Degeneration der Pyramiden nur solchen Grofshirnläsionen folgt, bei welchen

Fig. 182.[2]



die graue Rinde der Zentralwindungen tiefergehende Zerstörungen erlitten hat, niemals aber solchen Verletzungen, welche sich auf die andern grauen Substanzmassen beschränken; anderseits ist es FLECHSIG[3] auf ganz unzweideutige Weise gelungen, den nirgend unterbrochenen Verlauf der Pyramidenfasern durch die weifse Masse zwischen Linsenkern und Sehhügel, die sogenannte innere Kapsel (*Ci* Fig. 182), hindurch zu der grauen Rinde der Zentralwindungen nachzuweisen. MEYNERTS entgegenstehende Angabe, dafs sich die äufseren Bündel der Pyramidenfasern zum Hinterlappen des Grofshirns begeben, darf somit als beseitigt angesehen werden.

---

[1] FLECHSIG, *Ctrbl. f. d. med. Wiss.* 1877. p. 35, u. *Üb. Systemerkrankungen im Rückenmark.* Heft I. Leipzig 1878. p. 42 u. fg.

[2] Verkleinerte Kopie d. Fig. 76 aus HENLEs *Handb. d. system. Anat.* 2. Aufl. 1879. Bd. III. Abth. 2. p. 150.

[3] FLECHSIG, *Systemerkrankungen* etc. p. 47.

Es bleibt noch übrig, die allgemeine Konfiguration der Hemisphären, soweit es für unsre physiologischen Zwecke erforderlich ist, einer kurzen Erörterung zu unterwerfen. Aus der deskriptiven Anatomie ist bekannt, daſs dieselben aus weiſser Substanz und einem Überzug von grauer bestehen, welcher letztere eine groſse Menge von Windungen, sogenannten Gyri (*g y* Fig. 182), zeigt, deren Zahl und Ausprägung nicht allein bei verschiedenen Tieren, sondern auch individuell vielfältigen Schwankungen unterworfen ist. Diese Windungen sind nichts Andres als Faltungen der Gehirnoberfläche, bedingen also eine sehr bedeutende Vergröſserung der letzteren bei möglichster Raumersparnis. Es kann somit einerseits leicht geschehen, daſs eine Schädelhöhle von geringem Rauminhalt gröſsere Mengen von Rindengrau als eine solche von gröſserem Rauminhalt beherbergt, anderseits aber auch eine Vermehrung der grauen Rindensubstanz nach vollendeter Ausbildung der knöchernen Schädelkapsel, trotz unveränderlicher Raumverhältnisse, sei es durch Steigerung der Zahl, sei es durch Vertiefung der Furchen zwischen den einzelnen Windungen stattfinden. In bezug auf den feineren histologischen Bau der Groſshirnrinde mag erwähnt werden, daſs dieselbe mehrfache Schichtungen erkennen läſst, über deren Zahl unter den verschiedenen Autoren Meinungsdifferenzen walten. Diese Schichtungen charakterisieren sich im mikroskopischen Bilde durch die verschiedene Form und Lagerung der in ihnen enthaltenen zelligen Elemente. Nach Henle[1] ordnen sich die Zellen der Groſshirnrinde in drei Zonen dergestalt, daſs zwei Zonen kugeliger Zellen in der Regel eine Zone pyramidenförmiger einfassen; viel kompliziertere Schilderungen sind dagegen von Meynert, Arndt, W. Krause[2] u. a. entworfen worden. Auf dieselben näher einzugehen, ist in einem ausschlieſslich physiologischen Zwecken dienenden Lehrbuche nicht der geeignete Ort. Nur die folgenden allgemeinen Gesichtspunkte sind daraus hervorzuheben, vor allem die ungemein groſse Reichhaltigkeit der grauen Substanz an markhaltigen Nervenfasern.[3] In den tieferen Schichten zu radiär gestellten aus wenig Elementen bestehenden Bündeln zusammengefaſst, durchziehen dieselben die oberflächlichste dicht unter der *Pia mater* gelegene Rindenschicht in mehr gesondertem, der Hemisphärenkonvexität im allgemeinen parallelem Verlaufe und dienen hier, wie Exner vermutet, zur Verbindung verschiedener Rindenbezirke untereinander, bilden also eine besondere Art von Kommissurenfasern. Was ferner die Pyramidenzellen der Groſshirnrinde betrifft, so besitzen dieselben alle bereits früher (Bd I. p. 517) erwähnten Charaktere echter multipolarer Ganglienzellen. Auch bei ihnen begegnen wir daher Fortsatzbildungen von doppelter Art und zwar einer Vielheit verzweigter Ausstrahlungen neben der einheitlichen Bildung eines unverzweigten Achsencylinderfortsatzes. Von jenen ersteren breitet sich die Mehrzahl als System der sogenannten Basalfortsätze in horizontalen zur Hirnoberfläche parallelen Ebenen aus, und nur ein einziger verzweigter Fortsatz, der Spitzenfortsatz, steigt perpendikulär aufwärts, der Achsencylinderfortsatz dagegen begibt sich abwärts zur weiſsen Substanz der Gyri und wird daselbst zu einer echten mit Myelinscheide versehenen Nervenfaser.[4] Endlich ist hinsichtlich der Pyramidenzellen des Groſshirns von Bedeutung, daſs gewisse Gebiete des Stirn- und des Vorderlappens sich vor allen übrigen durch mächtige Entwickelung und gruppenweise Anordnung derselben (Riesenpyramidengruppen von Betz[5]) auszeichnen, ein Umstand, welcher vielleicht in Beziehung gebracht werden dürfte mit den nachweislich differenten physiologischen Leistungen jener Hirnabschnitte (s. u.).

---

[1] Henle, *Handb. d. system. Anat.* Bd. III. Abth. 2. 2. Aufl. Braunschweig 1870. p. 306.

[2] Meynert, Strickers *Handb. d. Gewebelehre.* Leipzig 1868—71. p. 704. — Arndt. *Arch. f. mikrosk. Anat.* 1867. Bd. III. p. 441, 1868. Bd. IV. p. 407, 1859. Bd. V. p. 317. — Krause, *Handb. d. menschl. Anat.* 3. Aufl. Hannover 1876. Bd. 1. p. 439.

[3] S. Exner, *Wiener Stzber.* Math.-natw. Cl. III. Abth. 1881. Bd. LXXXIII. p. 151.

[4] Koschewnikoff, *Arch. f. mikrosk. Anat.* 1869. Bd. V. p. 374. — Owsjannikow, *Mém. de l'Acad. des sciences de St. Petersbourg.* 1879. T. XXVI. p. 10.

[5] Betz, *Ctrbl. f. d. med. Wiss.* 1874. p. 578 u. 595, 1881. p. 193, 209 u. 231.

Der Verlauf endlich der Fasern in der weifsen Substanz, ihre Herkunft und ihr Ziel sind kaum in den gröbsten Grundzügen erkannt. Wahrscheinlich sind sie alle in zwei Systemen unterzubringen; das eine bilden diejenigen, welche aus den grofsen Massen der Zentralteile des Hirns, der Streifen- (*cs* Fig. 182) und Sehhügel (*th o* Fig. 182) und der Linsenkerne (*lk* Fig. 182), ferner der Hirnstiele und des Marks entspringend zum Oberflächengrau der Gyri verlaufen, das zweite diejenigen, welche den Balken (*Cca* Fig. 182) und die weifsen Kommissuren des Grofshirns nach beiden Seiten hin an die gleiche Endigungsstätte abgeben und welche daher als Kommissurenfasern beider Hirnhälften zu betrachten sind. Das wenige, was wir über das engere anatomische Verhältnis der im Markweifs der Hemisphären enthaltenen Nervenröhren wissen, beschränkt sich auf die bereits oben aufgeführten Ermittelungen von FLECHSIG und von KOSCHEWNIKOFF. Zur Ergänzung der Angaben des ersteren möge hier nur noch erwähnt werden, dafs der anatomische Zusammenhang sämtlicher Pyramidenfasern mit zirkumskripten Abschnitten der Grofshirnrinde nicht nur für den Menschen, sondern auch für Kaninchen und Hunde konstatiert scheint.[1]

Hiermit sind die exakten anatomischen Daten, welche wir über den Faserverlauf im Grofshirn anführen können, nahezu erschöpft. Was wir sonst darüber noch wissen oder vermuten, ist auf physiologische Versuche und Vorstellungen basiert und wird an geeigneten Orten bei der nunmehr folgenden Funktionslehre der einzelnen Gehirnnerven und Gehirnteile zur Sprache kommen.

§ 140.

Physiologie der Hirnnerven.[2] Wie wir in den Mechanismus des Rückenmarks von den Nervenwurzeln aus eingedrungen sind, so ist es auch beim Hirn am zweckmäfsigsten, durch die Erörterung der Hirnnervenfunktionen zu dem Studium der Hirnorgane selbst uns den Weg zu bahnen.

Eine so strenge Kongruenz der anatomischen Sonderung mit der physiologischen Bestimmung, wie sie für das Rückenmark durch den BELLschen Lehrsatz ausgesprochen ist, findet sich bei den Hirnnerven nicht, und bleibt selbst dann zu vermissen, wenn wir dem BELLschen Lehrsatz eine allgemeinere Ausdrucksform erteilen, indem wir als Sonderungsmerkmal der verschiedenen Nervenarten nicht ihre funktionelle Leistung, ob also motorisch oder sensibel, sondern die Richtung des Leitungsvorgangs in ihnen, ob zentrifugal oder zentripetal, acceptieren. Es versteht sich zwar von selbst, dafs die verschiedenen Faserklassen eines Hirnnerven verschiedene zentrale Quellen haben, wenn sie auch im peripheren Stamme desselben promiscue verlaufen. Allein es gibt erstens Hirnnerven, bei welchen die Vermischung zentrifugal- und zentripetalleitender Nervenröhren bereits beim Austritt der letzteren an die Hirnoberfläche vorhanden ist; zweitens ist zu bemerken dafs, während bei den Spinalnerven je eine vordere zentrifugalleitende

---

[1] Vgl. FLECHSIG, *Systemerkrankungen* etc. p. 85, u. GUDDEN bei KUSSMAUL, *Die Störungen der Sprache*. Leipzig 1877. p. 86.

[2] Vgl. VALENTIN, *De functionibus nervor. cerebral. et n. sympathici*. Bern 1839. — LONGET, *Anat. u. Physiol. d. Nervensyst.* Aus d. Französischen von A. HEIN. 2 Bde. Leipzig 1847 u. 1849. — CL. BERNARD, *Leçons sur la physiol. et la pathol. du système nerveux*. Paris 1858. T. II. — SCHIFF, *Lehrb. d. Physiol.* Lahr 1859. p. 372.

Fasern führende Wurzel mit einer hinteren zentripetalleitende Fasern enthaltenden zu einem gemischten Stamme zusammentritt, die Hirnnerven mit Ausnahme des Trigeminus, dessen Ursprungsweise derjenigen der Spinalnerven gleicht, teils während ihres ganzen Verlaufs von jeglicher Beimengung andrer Nervenfaserarten frei bleiben, teils solche an verschiedenen, bisweilen in weitem Abstande von ihrer Austrittstelle aus dem Gehirn gelegenen Punkten ihrer Bahn durch Anastomosenbildung mit andern Hirn- oder Spinalnerven empfangen. Dafs Entwickelungsgeschichte und vergleichende Anatomie gewisse Handhaben gewähren, das BELLsche Gesetz auch in der Anordnung der Schädelnerven wiederzufinden, thut dem gesagten keinen Abbruch.[1]

Der erste Gehirnnerv, der *Nervus olfactorius,* ist schon früher der Gegenstand ausführlicher Betrachtung gewesen. Wir können daher auf dieselbe verweisen und haben dem dort gesagten nur noch hinzuzufügen, dafs die Verarbeitung der Geruchseindrücke in Geruchsempfindungen und Geruchsvorstellungen nach den Untersuchungen FERRIERS sowie auch MUNKS[2] im Rindengrau der Spitze des Schläfelappens, des Gyrus uncinatus und seiner nächsten Umgebung, insbesondere des Gyrus hippocampi, stattzufinden scheint.

Als anatomischer Ursprungsort der Riechnerven gelten die paarigen *Tubera olfactoria,* mit pyramidenförmigen Ganglienzellen dicht erfüllte Anhäufungen grauer Substanz, welche symmetrisch zu beiden Seiten der Mittellinie in die basale Fläche der Stirnlappen[3] eingebettet liegen, und von deren jedem drei weifse aus feinsten markhaltigen Nervenfasern bestehende bandförmige Streifen, die sogenannten drei Wurzeln des *n. olfactorius* (besser *Striae olfactoriae,* Riechstreifen nach SCHWALBE) ausstrahlen. Im Verbande mit einer Fortsetzung des zentralen Graus, welches die eben erwähnten drei Markbänder sowohl oberflächlich umhüllt als auch mit einem kompakten axialen Kerne versieht, fliefsen dieselben auf jeder Hirnhälfte zu einem auf dem Querschnitte dreieckigen Strange zusammen, dem *Tractus olfactorius.* Letzterer ist mithin nicht einem gewöhnlichen peripheren Nervenstamm gleichzusetzen, sondern als ein Gehirnanhang anzusehen, von welchem Entwickelungsgeschichte und vergleichende Anatomie übereinstimmend lehren, dafs er dem vorderen Abschnitte des *Lobus olfactorius* vieler Säugetiere homolog ist. Die graue Substanz des Riechtractus ist keineswegs gleichmäfsig über den Verlauf desselben verteilt. Am reichlichsten findet sie sich in seinem vordersten Stücke, wo ihre plötzliche Volumenszunahme die Endanschwellung des *Tractus olfactorius* bedingt, den der *lamina cribrosa* des Siebbeins aufliegenden *Bulbus olfactorius.* Die mikroskopische Untersuchung dieses äufserst kompliziert gebauten Organs ergibt zunächst, dafs die markhaltigen Fasern des Riechtractus über dasselbe hinaus nicht verfolgt werden können, sich wahrscheinlich also irgendwie mit den zahlreich vorhandenen multipolaren Ganglienzellen verbinden[4] und durch diese wohl auch mit den schon früher (Bd. II. p. 214) besprochenen marklosen Nervenfasern in Zusammenhang gebracht werden, welche von der unteren Fläche des Riechkolbens als

---

[1] Vgl. W. KRAUSE, *Handb. d. menschl. Anat.* Bd. I. etc. p. 402.

[2] FERRIER, *Die Functionen d. Gehirns,* übers. von OBERSTEINER. Braunschweig 1879. p. 200 u. fg.; *Die Localisationen der Hirnerkrankungen,* übers. von PIERSON. Braunschweig 1880. p. 134 u. 152. — H. MUNK, *Über d. Functionen d. Grofshirnrinde.* Berlin 1881. p. 128.

[3] HENLE, *Handb. d. systemat. Anat.* 2. Aufl. Braunschweig 1879. Bd. III. Abth. 2. p. 198, 220 u. 284. — SCHWALBE, *Lehrb. d. Neurologie.* Erlangen 1880. p. 528 u. 739.

[4] Vgl. WALTER, *Arch. f. pathol. Anat.* 1861. Bd. XXII. p. 241. — CLARKE, *Ztschr. f. wiss. Zool.* 1861. Bd. XI. p. 34. — KOELLIKER, *Handb. d. Gewebelehre* etc. 1867. p. 748. — HUGUENIN, *Allg. Pathol. d. Nervensyst.* Zürich 1873.

fila olfactoria abtreten, um sich durch die Öffnungen der *lamina cribrosa* des Siebbeins zur *regio olfactoria* der Nasenschleimhaut zu begeben. Da wir wegen ihres mutmaſslichen Schicksals hierselbst auf unsre früheren Erörterungen (Bd. II. p. 215) verweisen dürfen, so bleibt uns nur noch übrig, auf die zentralen Beziehungen der Riechnerven mit andern Gehirnteilen einen kurzen Blick zu werfen, bemerken indessen von vornherein, daſs in dieser Richtung ein völlig abschlieſsendes Ergebnis bisher nicht zu erlangen gewesen ist. Festgestellt ist nur die Existenz von Verbindungsfasern, welche auf der Bahn der vorderen weiſsen Gehirnkommissur beide *Tubera olfactoria* miteinander verknüpfen[1], ferner eine Faserbahn vom *Tractus olfactorius* zur Rinde des *Gyrus uncinatus* und des *Gyrus cinguli*[2], Windungen des *Lobus falciformis* (SCHWALBE), endlich ein Übergang von Tractusfasern in das Mark dieses Hirnlappens.[3] Mit Hinblick auf die oben angeführten experimentell physiologischen Ermittelungen FERRIERS wäre also die psychische Endstation des Riechnerven in den Windungen des *Gyrus uncinatus* und des *Gyrus cinguli* zu vermuten. Ob die Olfactoriusfasern sich kreuzen, wo und in welchem Umfange diese eventuelle Kreuzung erfolgt, ist unbekannt.

Die Physiologie des zweiten Hirnnerven, des *Nervus opticus*, hat ebenfalls schon eine im wesentlichen erschöpfende Berücksichtigung gefunden. Einer nachträglichen Ergänzung bedarf unsre frühere Darstellung nur noch in zwei Punkten. Erstens verdient ausdrücklich hervorgehoben zu werden, daſs die Fasern des Opticus höchst wahrscheinlich nicht sämtlich, wie bisher allgemein vorausgesetzt worden ist, gleichartige Funktionen vermitteln. Denn einerseits haben vergleichende Zählungen der im *stratum ganglionare* der Retina abgelagerten multipolaren Ganglienzellen und der Stammesfasern des Sehnerven ergeben[4], daſs die ersteren den letzteren an Zahl zweifellos überlegen sind, jene also nur zum Teil in den Achsencylinderfortsätzen dieser ihr vorläufiges Ende erreichen können, der Rest eine andersartige Verbindung mit irgendwelchen Elementen der Retina eingehen muſs, anderseits lehren die früher erwähnten[5] Beobachtungen ENGELMANNS, daſs Reizung des Opticusstammes Kontraktion der Zapfeninnenglieder hervorruft, mithin einen zentrifugalen Leitungsvorgang mit motorischen Effekten an der Peripherie auslöst. Hiernach wird man sich folglich der Annahme kaum mehr entziehen können, daſs im Opticusstamme mindestens zwei Kategorien von Fasern verlaufen, von denen die einen zentripetalleitenden zur Vermittelung der Lichtempfindung und ihren Qualitäten dienen, die andern zentrifugalleitenden — retina-motorischen — zu irgend einem uns unbekannten Zwecke bestimmte Retinaelemente in den verkürzten Zustand überzuführen vermögen. Der zweite Punkt, dessen Besprechung bis zu dieser Gelegenheit vertagt wurde, betrifft die wichtige Frage, an welchem zentralen Orte des Gehirns die Umwandlung des nervösen Bewegungsvorgangs in

---

[1] MEYNERT, *Wiener Akad. Anzeiger.* 1879. No. 18. — GANSER, *Arch. f. Psychiatr.* 1878. Bd. IX. p. 286.

[2] BROCA, *Revue d'anthropologie.* 1879. p. 385.

[3] BROCA, a. a. O.

[4] SCHWALBE, *Lehrb. d. Anat. d. Sinnesorgane.* Erlangen 1883. p. 117.

[5] Dieses Lehrb. Bd. II. p. 442.

Empfindung, Wahrnehmung und schliefslich Vorstellung Platz greift. Aus dem Widerstreit der Ansichten und Behauptungen, über welche hier zu berichten ist, lösen sich zuvörderst zwei Thatsachen ab, welche als gesichert gelten dürfen, die eine, dafs Zerstörungen des Rindengraus an der Grofshirnoberfläche tiefgreifende Schädigungen des Gesichtssinnes nach sich ziehen können, die andre, dafs eine Übertragung und Verwertung der durch den Lichtreiz gesetzten Retinaerregungen auch unabhängig vom Grofshirn in hinter demselben gelegenen Abschnitten des Mittel- oder des Kleinhirns stattfindet. Dagegen bestehen scheinbar ganz unlösliche Widersprüche unter den verschiedenen Beobachtern sowohl hinsichtlich der Orte, an welchen Verletzung der Grofshirnrinde von Sehstörungen gefolgt wird, als auch hinsichtlich der Deutung, welche den letzteren zu geben sei. Sehen wir von den geringfügigeren Differenzen ab, deren Ausgleichung auf keine unüberwindlichen Schwierigkeiten stofsen möchte, so bleiben immer noch zwei Gegensätze übrig, deren Schroffheit einem Vermittelungsversuch unzugänglich scheint. Während die eine Gruppe der Autoren auf Grund ihrer Versuche dem psychischen Sehzentrum einen begrenzten, verhältnismäfsig kleinen Abschnitt der Grofshirnrinde zum Sitze anweist[1], bestreitet GOLTZ[2] das Vorhandensein eines einheitlichen Sehzentrums in der Grofshirnrinde, erteilt jedem Bezirke derselben die Fähigkeit auf irgendwelche Weise mit dem Sehakte psychisch verknüpft zu sein und findet die nach Verletzungen der Grofshirnrinde eintretenden Sehstörungen weniger von dem Orte des geschehenen Eingriffs als vielmehr von dem Umfange des herbeigeführten Substanzverlustes abhängig.

Sehr abweichend lauten ferner auch die Ansichten über die Natur der nach Grofshirnverletzung auftretenden Sehstörungen. Zwar wird von niemand der Defekt des Gesichtssinns einfach als Erblindung d. h. als Fortfall der Lichtempfindung aufgefafst, indessen scheinen der einen Partei die im bewufsten Sehen sich geltend machenden Mängel auf Sehschwäche, Verschwommenheit, Nebelhaftigkeit der Gesichtswahrnehmungen zu beruhen[3], der andren[4] auf der Unfähigkeit die empfangenen Lichteindrücke mit den erfahrungsmäfsig erworbenen Erinnerungsbildern der mannigfachen die Aufsenwelt zusammensetzenden Dinge psychisch zu verschmelzen, d. h. zum Erkennen der letzteren zu verwerten. Während aber die erstere Anschauungsweise ganz dunkel läfst, was eigentlich dem Gesichtssinne nach geschehenem Eingriff in das Grofshirn abhanden kommt, gibt die zweite den beobachteten Ausfallserscheinungen dadurch ein fafs-

---

[1] FERRIER, *Die Functionen des Gehirns*, übers. von OBERSTEINER. Braunschweig 1879. p. 179. — H. MUNK, *Üb. d. Functionen d. Grofshirnrinde.* Berlin 1881. p. 28. — LUCIANI u. TAMBURINI, *Ricerche sperimentali sulle funzioni del cervello. Rivista sperimentale di freniatria e di medicina legale.* Reggio-Emilia 1879.

[2] GOLTZ, PFLUEGERS *Arch.* 1876. Bd. XIII. p. 15, 1876/77. Bd. XIV. p. 416; 1879. Bd. XX. p. 41. — LOEB, ebenda. 1884. Bd. XXXIV. p. 67.

[3] GOLTZ, a. a. O. — LOEB, PFLUEGERS *Arch.* 1884 Bd. XXXIV. p. 67.

[4] H. MUNK, a. a. O. — Bedingt auch LUCIANI, *Brain* 1884. p. 145.

liches Gepräge, daſs sie die zerstörten Abschnitte des Rindengraus als Lagerstätten der zum Erkennen notwendigen Erinnerungsbilder anspricht und die von ihr angenommene Unfähigkeit der operierten Tiere mit Verständnis zu sehen aus dem Verluste jener Bilder erklärt. Die operierten Tiere werden, wie die neu eingeführte Bezeichnung lautet, seelen- oder rindenblind.

Bei solchem Kampf der Meinungen verbietet sich ein abschlieſsendes Urteil von selbst, im vorliegenden Falle aber umsomehr, als möglicherweise keine der gegnerischen Parteien sich im Unrechte befindet. Der seelische Akt des bewuſsten Sehens ist sicherlich von ungemein zusammengesetzter Natur, der Lehrweg, den die unerfahrene kindliche Seele zurücklegen muſs, um die Bedeutung der sichtbaren Auſsendinge zu erlernen, führt so vielfach und enge an den übrigen Sinnesgebieten, z. B. des Tastsinnes, des Gehörssinnes, vorbei, mit andern Worten die optischen Wahrnehmungen sind häufig so innig verknüpft mit den Botschaften, welche Ohr und Tastapparat vermitteln, daſs die Annahme mehrerer untereinander verbundener, unter sich und bei verschiedenen Individuen wahrscheinlich ungleichwertiger, in dem Rindengrau des Groſshirns zerstreuter Zentralstätten des Gesichtssinnes a priori viel für sich hat. Von diesem Standpunkte aus erscheint es aber sowohl selbstverständlich, daſs Verletzungen sehr verschiedener Groſshirnbezirke, die einen mehr die andern weniger, einen schädigenden Einfluſs auf die Leistungen jenes Sinnes ausüben können, als auch begreiflich, weshalb Zerstörungen gewisser Hirnpunkte, sei es durch die Erheblichkeit, sei es durch die Bestimmtheit der in ihrem Gefolge auftretenden Ausfallserscheinungen, den Eindruck erweckten, als ob in jenen Punkten der eigentliche Sitz des vermuteten einfachen Sehzentrums gefunden wäre. Denn daſs es solche ausgezeichnete Abschnitte der Groſshirnoberfläche gibt und zwar gerade im Bereiche des Occipitallappens, welchem pathologische und physiologische Erfahrungen von Haller bis auf die neueste Zeit eine hervorragende Beziehung zur Sehfunktion sicherzustellen scheinen[1] und in welchem vor allem Munk die sehende Seele gleichsam thronen läſst, räumen selbst diejenigen Autoren[2] ein, welche sonst die Existenz eines einheitlichen Sehzentrums unbedingt leugnen, und beweisen ferner auch die Sektionsbefunde an Menschen, welche während des Lebens an ausgesprochenen Sehstörungen litten, und bei welchen nach dem Tode als einzige Ursache derselben Entartungen bestimmter auch hier wieder im Gebiete des Occipitallappens gelegener Groſshirnabschnitte

---

[1] Albr. Haller, *Elem. physiol. corpor. humani.* T. IV. Lib. X. § XXVI. p. 396, § XIV, p. 297. — Hitzig, *Ctrbl. f. d. med. Wiss.* 1874. p. 548. — Munk, a. a. O.

[2] Goltz, Pfluegers *Arch.* 1879. Bd. XX. p. 41, 1881. Bd. XXVI. p. 1. — Loeb, ebenda. 1884. Bd. XXXIV. p. 67. — Luciani, *Brain, a journal of neurology.* 1884. p. 175. — Luciani e Seppilli, *Le localizzazioni funzionali del cervello.* Napoli 1885. — Vgl. ferner die historische Zusammenstellung bei Christiani, *Zur Physiol. d. Gehirns.* Berlin 1885. p. 83 u. fg., u. ferner p. 166.

[3] Vgl. S. Exner, *Unters üb. d. Localisation d. Functionen in d. Groſshirnrinde d. Menschen.* Wien 1881. p. 60.

konstatiert wurden.[3] Mag daher die Annahme eines einheitlichen Sehzentrums von begrenztem Umfange und mit örtlich bestimmtem Sitz auch den vielfach dagegen erhobenen experimentell begründeten Bedenken zum Opfer fallen, immerhin wird dem Occipitallappen des Grofshirns und seinem Oberflächenüberzug eine hervorragende Beteiligung an dem Vorgange des bewufsten Sehens schwerlich abgesprochen werden können, wenn schon mit dem Zusatze, dafs die Natur dieser ihm eignen Beziehung zum Gesichtssinne vorläufig noch in Dunkel gehüllt ist. Die Notwendigkeit des letzten Vorbehalts beruht aber auf zwei Gründen, erstens auf der bereits erwähnten Meinungsdivergenz über das Wesen der Sehstörungen, welche an den operierten Tieren beobachtet worden sind, vor allem jedoch zweitens auf der Thatsache, dafs der Gesichtssinn des Menschen (vielleicht auch des Affen) durch Grofshirnläsionen in andrer Weise als derjenige des Hundes oder noch niederer Tierarten beeinflufst zu werden scheint. Denn soviel die klinischen Erfahrungen am Krankenbette zu entnehmen gestatten, handelt es sich dort stets um einen Ausfall der Fähigkeit, Licht als solches zu empfinden, hier dagegen bleibt diese Fähigkeit unter allen Umständen erhalten, insofern die operierten Tiere zwar nicht mehr die Gegenstände ihrer Umgebung zu erkennen vermögen, indessen wenigstens den Eindruck hervorrufen, zwischen hell und dunkel unterscheiden zu können, da sie bei ihren Bewegungen allen Hindernissen geschickt auszuweichen verstehen. Welche Bedeutung dem eben hervorgehobenen Unterschiede zwischen Mensch und Tier beizumessen ist, läfst sich allerdings vorderhand nicht übersehen. Denn wenn die Beobachtungen von Tieren, denen grofse Abschnitte der Grofshirnrinde zerstört worden waren, auch gezeigt haben, dafs die Bewegungen derselben sich so verhalten, als ob Lichtempfindungen noch beständen, so bleibt doch immer noch die Möglichkeit offen, dafs die Erregung der unversehrten Retina unter Vermittelung der jedenfalls erhalten gebliebenen Verbindungen des Opticus mit dem Mittelhirn und der *medulla oblongata* auf reflektorischem Wege ohne Beteiligung von Bewufstsein und Willenskraft den Mechanismus der koordinierten Muskelaktionen bestimmt, gerade sowie der Einfall des Lichts in das Auge bei Gehirnverletzungen bestimmter Art eine Reflexerregung des Oculomotorius und dadurch eine Kontraktion des *Sphincter pupillae* hervorzurufen vermag, ohne gleichzeitig eine Lichtempfindung zu verursachen. Hiernach würde also die Verschiedenartigkeit der Wirkungen, welche Grofshirnverletzungen bei Tieren und Menschen erzeugen, darauf hinauskommen, dafs die unbewufste reflektorische Innervation bei jenen hochgradiger entwickelt ist als bei diesen, nicht aber dahin zu deuten sein, dafs die einen noch Lichtempfindung besitzen, die andern nicht. Wie berechtigt eine solche Mutmafsung aber ist, lehren die Erfahrungen, welche man nach Abtragung des gesamten Grofshirns bei verschiedenen Tierarten ge-

sammelt hat. Während ältere Beobachter gleichsam für selbstverständlich annahmen, daſs bei so verstümmelten Geschöpfen der Gesichtssinn gänzlich vernichtet wäre, haben neuere Untersuchungen gezeigt, daſs Frösche, Fische, Tauben, ja selbst Kaninchen nach Entfernung beider Groſshirnhemisphären immer noch imstande sind, die bei ihnen irgendwie hervorgerufenen Fluchtbewegungen unter Vermeidung und Umgehung der ihre Bahn sperrenden körperlichen Gegenstände auszuführen.[1] Hieraus folgt aber nicht nur, daſs der Sehnerv auſser seinen Beziehungen zum Groſshirn auch noch andre zu tiefer gelegenen Hirnteilen besitzt, sondern es gewinnt auch jene zuerst wohl von LUSSANA und LEMOIGNE[2] geltend gemachte Vorstellung an Sicherheit, daſs Retinaerregungen selbst ohne Zuthun irgendwelcher zum Bewuſstsein gelangter Lichtempfindungen regulierend auf die Thätigkeit der motorischen Koordinationszentren einzuwirken vermögen. Denn obschon der absolute Mangel eines seelischen Empfindungsvermögens im vorliegenden Falle ebensowenig wie in dem Falle des ganz hirnlosen nur im Besitze seines Rückenmarks belassenen Tieres mit Sicherheit bewiesen werden kann, so wird umgekehrt auch die Bedenklichkeit der Annahme eingeräumt werden müssen, daſs ein so aller Initiative barer Organismus, wie er uns in einem groſshirnlosen Geschöpfe entgegentritt, noch eine Stätte abgeben könne für die Entwickelung irgendwelcher mit Bewuſstsein verknüpfter Empfindungen, von psychischen Vorgängen also, von denen wir sonst mit Grund anzunehmen gewohnt sind, daſs sie nicht nur die eigentlichen Triebfedern jeglichen willkürlichen Handelns ausmachen, sondern dasselbe geradezu hervorrufen. Auf welchen Bahnen die vom Opticus erteilten Impulse zu den Zentren der koordinierten Muskelbewegungen gelangen, wird sich aus der weiter unten folgenden anatomischen Schilderung des zentralen Opticusverlaufs ergeben.

Wie bei allen Hirnnerven, so ist auch für den Opticus speziell zu ermitteln, auf welche Art derselbe mit den paarigen Groſshirnhemisphären funktionell verknüpft ist. Anatomie und Physiologie versagen hier eine befriedigende Auskunft, und die pathologische Erfahrung ist zu vieldeutig, um die vorhandene Lücke auszufüllen.[3] Vor allem vermiſst man eine klare vergleichende Bestimmung der Gesichtssinnstörungen nach einseitiger Hemisphärenabtragung bei solchen Tieren, für welche eine totale Kreuzung der Sehnerven in dem aus der descriptiven Anatomie bekannten Chiasma auſser Zweifel steht, und bei solchen, deren *Optici* nach einer aus

[1] Vgl. GOLTZ, *Beiträge z. Lehre von den Functionen d. Nervencentren d. Frosches.* Berlin 1869. p. 65. — LUSSANA u. LEMOIGNE, *Fisiologia dei centri nervosi encefalici.* Padova 1871. — CHRISTIANI, *Monatsber. d. Kgl. Akad. d. Wiss. zu Berlin.* 1881. p. 213; *Zur Physiol. d. Gehirns.* Berlin 1885.

[2] LUSSANA u. LEMOIGNE, *Fisiologia dei centri nervosi encefalici.* Padova 1871.

[3] Vgl. die sorgfältige Zusammenfassung der einschlägigen Thatsachen bei MAUTHNER, *Vorträge a. d. Augenheilk., Gehirn u. Auge.* Wiesbaden 1881. p. 345 u. fg.

lebhaftem Streite hervorgegangenen, gegenwärtig die meisten Anhänger zählenden Ansicht am gleichen Orte sich nur partiell kreuzen. Wir wissen noch immer nicht, ob die Abtragung einer Groſshirnhemisphäre bei Vögeln, z. B. bei Tauben, deren Sehnerven im Chiasma einer totalen Kreuzung unterliegen, nur von Sehstörung auf dem Auge der entgegengesetzten Seite gefolgt ist oder trotz der vorhandenen Kreuzung von einer solchen auf beiden, und hierzu kommt noch die Ungewiſsheit darüber, ob die Entfernung selbst beider Hemisphären eine absolute Erblindung bewirkt oder nicht (s. o. p. 109).

Bei Hunden und Affen, bei welchen der aus dem Chiasma heraustretende Tractus wahrscheinlich ungekreuzte Faserzüge führt, ist nach Zerstörung von mehr oder minder umfangreichen Oberflächenpartien einer Groſshirnhalbkugel bald eine doppelseitige Gesichtssinnstörung beobachtet worden, sei es in Form einer sogenannten Gehirnsehschwäche[1], sei es in Form der sogenannten Hemianopsie oder Hemianopie, d. h., von Erblindung der korrespondierenden Netzhauthälften beider Augen[2], bald auch nur Erblindung des einen der operierten Seite gegenüberliegenden Auges.[3] Ganz ähnlichen Verhältnissen, wie bei Hunden und Affen, begegnen wir endlich auch beim Menschen, von welchem die klinischen Erfahrungen lehren, daſs Läsionen des einen Hinterhauptlappens bald mit Sehschwäche oder Blindheit des entgegengesetzten Auges bald mit doppelseitiger Hemianopsie[4] gepaart sein können.

Obschon diese schwankenden Befunde begreiflicherweise nicht gestatten das zwischen den paarig gegebenen peripheren und zentralen Endapparaten bestehende Abhängigkeitsverhältnis klar zu formulieren, so beraubt die ihnen abgehende Einheitlichkeit sie immer noch nicht aller und jeder Verwertbarkeit. Sie weisen vielmehr auf das Bestehen von Komplikationen hin, welche sich hypothetisch am bequemsten auf die Einschaltung gangliöser Vermittelungszentren zwischen Opticus und Hirnrinde, wie sie thatsächlich in den grauen Massen der Sehhügel gegeben sind, zurückführen lassen. Denn sobald wir uns vorstellen dürfen, daſs die Ganglienzellen der *thalami optici* einesteils durch Achsencylinderfortsätze direkt mit dem Zentralapparat der gleichseitigen Hemisphäre, andrenteils, sei es durch Kommissurenfasern, sei es durch das Netzwerk ihrer verzweigten Fortsätze untereinander zu-

---

[1] GOLTZ, LOEB, a. a. O.

[2] H. MUNK, a. a. O.

[3] FERRIER, *Die Functionen d. Groſshirns.* Aus d. Engl. von OBERSTEINER. Braunschweig 1879. p. 178; *Die Localisationen der Hirnerkrankungen.* Aus d. Engl. von PIERSON. Braunschweig 1880. p. 141; *Proceedings of the Royal Society of London.* 1883/84. Vol. XXXVI. p. 222.

[4] WERNICKE, *Arch. f. Physiol.* 1878. p. 178. — BAUMGARTEN, *Ctrbl. f. d. med. Wiss.* 1878. p. 369. — Vgl. ferner die Zusammenstellung der klinischen Fälle bei LUCIANI e SEPPILLI, *Le Localizzazioni funzionali del cervello.* Napoli 1885. p. 186.

sammenhängen und so einen Verbindungsweg abgeben, durch welchen jeder Sehhügel indirekt auch mit der gegenseitigen Hemisphärenrinde Beziehungen unterhält, dann ist in dem unberechenbaren Einflüssen unterworfenen, veränderlichen Erregungszustande dieser interkalierten Ganglienmassen ein zureichender Erklärungsgrund für die wechselvolle Beschaffenheit der nach Hemisphärenverletzungen eintretenden Sehstörungen gewonnen. Bevor also, folgt hieraus, über den Einfluſs je einer Hemisphäre auf das Sehvermögen entschieden werden kann, würde die Forderung zu erfüllen sein, der Abtragung einer Hemisphäre unter Schonung des Sehnervenchiasmas die Hälftung der Groſshirnbasis in der Medianebene oder die Zerstörung des zugehörigen Thalamus hinzuzufügen, um den gegenseitigen Thalamus vollständig zu isolieren. Obgleich dieser Operation unüberwindliche Schwierigkeiten kaum gegenüberstehen, ist dieselbe doch bisher von niemand ausgeführt worden, und die mediane Hälftung des *chiasma nervorum opticorum* allein, welche mehrfach geübt worden ist (s. u.), reicht bei der Bedeutung, welche den Ganglienmassen der Sehhügel eventuell innewohnt, zur Lösung der hier behandelten Frage nicht aus. Bei solcher Lückenhaftigkeit der physiologischen Erfahrungen ist natürlich nicht daran zu denken, aus den bisher bekannt gewordenen und von uns soeben registrierten Thatsachen ein vollgültiges Urteil über Richtung und Beschaffenheit der zwischen Auge und Groſshirn ausgespannten Leitungsbahnen zu fällen. Gesichert scheint uns nur eine Thatsache zu sein, diejenige nämlich, daſs mindestens bei Hunden, Affen und Menschen jedes Auge mit beiden Hemisphären zusammenhängt.

Die anatomischen Beziehungen des Opticus zum Gehirn sind nur in gröbsten Umrissen bekannt. Was man darüber weiſs, beschränkt sich im wesentlichen auf die Feststellung bestimmter Zugrichtungen seiner Fasern, gewährt indessen keine sichere Auskunft über den wirklichen Ort geschweige die Natur seiner zentralen Endigung. Unzweifelhaft ist, daſs sich der Opticus auf seinem intrakraniellen Verlaufe zur Hirnbasis nach Bildung des Chiasma als *tractus opticus* um den Groſshirnstiel herumbiegt und in zwei Schenkel gespalten, die laterale und die mediale Wurzel des *tractus opticus*, den beiden Kniehöckern (*corpus geniculatum laterale* und *mediale*) innig anschmiegt. Ob er mit den multipolaren Ganglienzellen daselbst aber Verbindungen eingeht, und in welchem Umfange dies etwa geschieht, ist niemals Gegenstand direkter Beobachtung gewesen. Von den lateralen Wurzeln beider *tractus optici* wird angegeben, daſs sie jederseits wenigstens teilweise mit den beiden hinteren Erhabenheiten der Vierhügel, den Nates, zusammenhängen, hauptsächlich aber in die Rindenzone der *thalami optici* (Meynert) eindringen; von den medialen, daſs sie teils an die medialen Kniehöcker, teils an das vordere Hügelpaar der *corpora quadrigemina*, die Testes, herantreten. Wegen der Faserzüge, welche von den Kniehöckern und den Testes der Vierhügel durch die Faserstrahlung der *corona radiata* im Groſshirn gegen die graue Rinde des Occipitallappens vordringen, ist man ferner geneigt, in letzterer eine psychische Zentralstelle für den Gesichtssinn anzunehmen. Wie erwähnt führen die oben besprochenen physiologischen Ermittelungen zu dem gleichen Ergebnis. Bei pathologischen Entartungen, Schwund der Sehnerven, hat man häufig gleichseitige

Entartung der knieförmigen Körper, der Vierhügel oder der Sehhügel beobachtet[1], wodurch die anatomischerseits vorausgesetzten direkten Beziehungen dieser Gehirnteile zum Opticus umsomehr an Sicherheit gewinnen. Wahrscheinlich ist weiterhin auch noch, dafs die Fasern des Opticus durch die Schleifenfasern der Vierhügel und durch Faserzüge, welche aus den *thalami optici* herkommen, mit den zwischen Oliven und Raphe gelegenen Längsbündeln der *medulla oblongata* und dem allgemeinen Reflexfelde (s. o. p. 98) derselben in Zusammenhang gebracht werden.[2] Dagegen dürfte die von einigen Seiten[3] behauptete Verbindung zwischen Opticus und Tuber cinereum entschieden in Abrede zu stellen sein.[4] Über die von J. STILLING entdeckten Beziehungen des Opticus zu einem in der Grofshirnschenkelbasis gelegenen grauen Kerne sind genauere Mitteilungen noch abzuwarten.[5]

Der letzte viel umstrittene Punkt, welchen wir zu erörtern haben, betrifft das Chiasma nervorum opticorum, jene Verkoppelung der beiden *tractus optici*, aus welchem die Sehnervenstämme gesondert hervorgehen. Bei einigen Tieren (Fischen, Amphibien, Vögeln, Pferd, Rind, Schaf) zweifellos der Ort, an welchem eine totale Kreuzung der Opticusfasern erfolgt, hat die Faserverteilung im Chiasma der Raubtiere, im speziellen von Hund und Katze, sodann aber auch des Kaninchens, des Affen und des Menschen eine lebhafte Diskussion veranlafst. Seitdem BIESIADECKI[6] unter BRUECKES Leitung im Widerspruch mit der Lehre J. MUELLERS[7] das allgemeine Vorkommen einer totalen Kreuzung durch die mikroskopische Untersuchung festgestellt zu haben glaubte, sind sehr verschiedene Forscher mit der Kontrolle dieser Angabe beschäftigt gewesen, ohne jedoch die wünschenswerte Vereinbarung zu erzielen. Mit derselben Bestimmtheit, mit welcher für das Chiasma des Menschen und der höheren Wirbeltiere die Existenz einer totalen Dekussation[8] in Anspruch genommen worden ist, mit derselben Bestimmtheit ist für dasselbe auch die Existenz einer nur partiellen verfochten worden.[9] Man hat auch noch die physiologische Methodik zur Entscheidung der fraglichen Angelegenheit herangezogen, aber auch so kein eindeutiges Ergebnis erlangt. Die Lösung schien sofort gegeben, wenn es gelang, entweder den einen *tractus opticus* der Quere nach, oder das Chiasma der Länge nach in der Richtung von vorn nach hinten, kurz in seiner sagittalen Mittellinie, intrakraniell zu durchtrennen. Der erste, welcher in der angedeuteten Richtung sichere Resultate erzielte, war KNOLL[10]; er durchschnitt zunächst bei einer Anzahl von Kaninchen den einen Opticus und überzeugte sich davon, dafs nach dieser Operation absolut keine Reflexverengerung der Pupille mehr erfolgte, wenn das Auge der operierten Seite selbst von intensiven Lichtreizen getroffen wurde. Da der gleiche Effekt aber auf dem Auge der Gegenseite zu notieren war, wenn statt des Opticus der auf der entsprechenden Seite desselben gelegene *Tractus opticus* durchtrennt wurde, so mufste auf eine totale Durchkreuzung der Sehnerven im Chiasma geschlossen werden. Später

---

[1] Gesammelte Fälle s. bei LONGET, *Anat. u. Physiol. d. Nervensyst.* Übers. von A. HEIN' Leipzig 1849. Bd. II. p. 57.

[2] Vgl. R. WAGNER, *Neurolog. Unters.* etc. p. 169. — FLECHSIG, *Leitungsbahnen* etc. p. 335, 337 u. 365. — SCHROEDER VAN DER KOLK, a. a. O. p. 92.

[3] J. WAGNER, *Üb. d. Urspr. d. menschl. Sehnervenfasern im Gehirn.* Dorpat 1863. — HENLE, *Handb. d. system. Anat* etc. Bd. III. Abth. 2. 2. Aufl. Braunschweig 1879. p. 284. — MEYNERT, STRICKERS *Handb. d. Lehre von d. Geweben.* 1870. Bd. II. p. 731.

[4] GUDDEN, *Arch. f. Ophthalm.* 1874. Bd. XX. Abth. 2. p. 249.

[5] J. STILLING, *Ctrbl. f. d. med. Wiss.* 1878. p. 385.

[6] BIESIADECKI, *Wiener Stzber.* Math.-natw. Cl. II. Abth. 1860. Bd. XLII. p. 86.

[7] J. MUELLER, *Zur vgl. Anat. d. Gesichtssinnes d. Menschen u. d. Thiere* etc. Leipzig 1826. p. 83.

[8] MICHEL, *Arch. f. Ophthalm.* 1873. Bd. XIX. Abth. 2. p. 59; 1877. Bd. XXIII. Abth. 2. p. 227. — MANDELSTAMM, ebenda. p. 39.

[9] GUDDEN, a. a. O. u. 1875. Bd. XXI. Abth. 3. p. 199; 1879. Bd. XXV. Abth. 1. p. 1, Abth. 4. p. 237. — BAUMGARTEN, *Ctrbl. f. d. med. Wiss.* 1878. p. 561. — FOREL, *Wiener Stzber.* Math.-natw. Cl. III. Abth. 1872. Bd. LXVI. p. 25.

[10] KNOLL, *Beitr. zur Anat. u. Physiol.* von ECKHARD. Giefsen 1869. Bd. IV. p. 111.

hat Brown-Séquard[1] sowohl die intrakranielle Durchschneidung des *tractus opticus* als auch die Hälftung des Chiasma in der sagittalen Mittellinie an lebenden Kaninchen und Meerschweinchen zur Ausführung gebracht und im ersteren Falle totale Erblindung des Auges der Gegenseite, im letzteren totale Erblindung beider Augen konstatiert, Funktionsstörungen, welche sich gleichfalls nur durch die Annahme einer totalen Sehnervendurchkreuzung im Chiasma erklären lassen. Dagegen hat aber Nicati[2] an Katzen, Bechterew[3] an Hunden gefunden, dafs nach Längsspaltung des Chiasma weder das Sehvermögen des einen noch dasjenige des andren Auges gänzlich aufgehoben ist, in dem Chiasma der von ihm operierten Tiere also nur von einer partiellen Durchkreuzung die Rede sein könne. Bei solchem Widerspruch der Ansichten, wie er wohl kaum allein durch Artunterschiede der Versuchstiere bedingt sein kann, werden erst erneute Untersuchungen abzuwarten sein, ehe das letzte Wort gesprochen werden darf. Wir enthalten uns daher jedes Urteils, möchten aber ausdrücklich davor warnen dem endlichen Ergebnis eine entscheidende Bedeutung für die Frage nach der gekreuzten funktionellen Beziehung zwischen Gehirn und Sehnerv beizulegen. Denn obschon die anatomisch so ausgezeichnete Verkoppelungsstelle der Optici bisher den alleinigen Tummelplatz aller Bestrebungen gebildet hat, welche das bezeichnete physiologische Problem auf anatomischen Wege zu lösen bemüht waren, so darf doch keinen Augenblick vergessen werden, dafs auch im Hirnverlauf der Sehnervenleitung Bahnkreuzungen nicht nur möglich sondern sogar wahrscheinlich sind.

Sehr kurz dürfen wir uns endlich über die sogenannten Kommissurenfasern des Chiasma fassen. Die vorderen, von welchen angenommen wurde, dafs sie in dem vorderen Winkel des Chiasma von einem Opticus zum andren herübertreten und eine Kommissur zwischen beiden Netzhäuten (*commissura arcuata anterior* Hannover[4]) herstellen sollten, sind wohl kaum etwas Andres als Faserzüge beider Optici, welche sich unter sehr spitzem Winkel durchkreuzen; die hinteren, welche in dem hinteren Winkel des Chiasma die Tractus bogenartig untereinander zu verbinden scheinen und eine Kommissur zwischen den Ursprungszentren der Sehnerven (*commissura arcuata posterior* Hannover) bedingen sollten, existieren wirklich, haben aber mit dem Opticus nichts zu schaffen, sondern sind Fortsetzungen grauer und weifser Hirnsubstanz, welche mit dem *tuber cinereum* zusammenhängt.[5] Von der dritten Art Komissurenfasern, welche von der Hirnbasis zur Hirnfläche des Chiasma herabziehen, um sich durch den vorderen Winkel desselben an seine nach unten gerichtete Schädelfläche zu begeben (*commissura ansata* Hannover), gibt Biesiadecki, dem Michel und Mandelstamm folgen, an, dafs sie überhaupt nicht nervöser sondern bindegewebiger Natur sind. Wäre dem aber auch nicht so, darin stimmen alle Beobachter in betreff derselben überein, dafs sie ebenso wie die hinteren Kommissurenfasern aller inneren Beziehung zum Sehnerven entbehren. Wie man sieht, ist also jedem Versuch[6], die Lehre von den identischen Netzhautstellen (s. Bd. II. p. 606) anatomisch mit den vermeintlichen Kommissurenfasern des Chiasma in Zusammenhang bringen zu wollen, von vornherein aller Boden entzogen.

Der dritte Gehirnnerv, der *Nervus oculomotorius*, ist wahrscheinlich rein motorischer Natur. Welche äufseren Augenmuskeln von demselben innerviert werden, ist aus der Anatomie bekannt.

---

[1] Brown-Séquard, *Arch. de physiol. norm. et pathol.* 1871/72. Bd. IV. p 261.
[2] Nicati, *Ctrbl. f. d. med. Wiss.* 1878. p. 449.
[3] Bechterew, *Neurolog. Ctrbl.* 1883. No. 3.
[4] Hannover, *Das Auge. Beitr. z. Anat., Physiol. u. Pathol.* Leipzig 1852. p. 2.
[5] Vgl. Gudden, *Arch. f. Ophthalm.* 1874. Bd. XX. a. a. O. — W. Krause, *Handb. d. menschl. Anat.* 3. Aufl. Hannover 1876. Bd. I. p. 437, 449 u. 455.
[6] Vgl. J. Mueller, *Zur vgl. Physiol. d. Gesichtss. d. Menschen u. d. Thiere* etc. Leipzig 1826. p. 83.

Das physiologische Experiment hat seinerseits gelehrt, daſs von den Binnenmuskeln des Bulbus auch noch der *sphincter pupillae* und der *tensor chorioideae* unter der Botmäſsigkeit des Oculomotorius[1] stehen. Ob die Muskelsinnesempfindungen, deren Wichtigkeit für den Gesichtssinn oben besprochen worden ist, ebenfalls durch Vermittelung eigentlicher Oculomotoriusfasern zustande kommen, muſs für jetzt dahingestellt bleiben. Denn daſs Durchschneidung und Reizung des Oculomotorius innerhalb der Orbita Schmerzempfindung erregt, läſst sich fürs erste zu keinem Schluſs auf die differente Empfindungsqualität des Muskelsinns verwerten und kann zweitens auch durch die Beimengung von Fasern des *n. trigeminus* bedingt sein, welcher bekanntermaſsen in der Augenhöhle mit dem Oculomotorius eine Anastomose eingeht. Innerhalb der Schädelhöhle und an der Wurzel haben einige Experimentatoren den uns beschäftigenden Nerven empfindlich, andre unempfindlich gefunden; VALENTIN[2] behauptet ersteres mit Bestimmtheit und nimmt daher für ihn zwei besondere, den vorderen und hinteren Rückenmarkswurzeln analoge Quellen an, LONGET[3] konnte dagegen bei mechanischer Reizung des Oculomotorius an seinem Ursprunge keine Schmerzzeichen beobachten. Mit um so gröſserer Evidenz lassen sich dafür aber die motorischen Wirkungen des dritten Gehirnnerven sowohl hinsichtlich der äuſseren Augenmuskeln als auch hinsichtlich der inneren demonstrieren. Besondere Betonung verdient die Beziehung des Oculomotorius zum Kreismuskel der Iris. Eine groſse Reihe von Forschern hat bewiesen, daſs Reizung des betreffenden Nervenstammes gleichviel an welcher Stelle seines Verlaufs eine beträchtliche Verengung der Pupille bewirkt, Durchschneidung desselben umgekehrt Pupillenerweiterung (Mydriasis) herbeiführt, ersteres, weil der den Pupillenrand der Iris umsäumende Sphinkter sich verkürzt, letzteres deshalb, weil der den zentralen Bewegungseinflüssen entzogene *sphincter pupillae* im Ruhezustand eine gröſsere Ringweite besitzt als während der Thätigkeit, und weil die Ciliarportion der Iris sowohl durch ihre elastische Spannkraft als auch zu einem freilich geringen Teile infolge der tonischen Erregung ihrer vom Sympathicus versorgten pupillendilatierenden Muskulatur (s. o. p. 88) nach dem Erlöschen des vom Sphinkter ausgeübten Zuges in radialer Richtung zurückschnellt. Daſs auſser dem Oculomotorius auch noch der Trigeminus motorische Fasern an den zuletztgenannten Muskel abgibt (beim Kaninchen wenigstens), wird weiter unten besprochen werden. Der Oculomotorius ist es, wie zuerst MAYO erwiesen, welcher die oben (Bd. II. p. 432) erörterte reflektorische Verengerung der Pupille

---

[1] Vgl. dieses Lehrb. Bd. II. p. 402. — HENSEN u. VOELCKERS *Arch. f. Ophthalm.* 1878. Bd. XXIV. Abth. 1. p. 1. — HOCK, *Ctrbl. f. d. med. Wiss.* 1878. p. 769.

[2] VALENTIN, *De functionibus nervor. cerebral. et nerv. sympath.* Bern 1839. p. 17. — Siehe auch ADAMUEK, *Nederlandsch Archief voor Genees- en Natuurkunde.* Bd. V. p. 424.

[3] LONGET, *Anat. u. Physiol. d. Nervensyst.* Aus d. Französ. von A. HEIN. Leipzig 1847—49. Bd. II. p. 324.

bei Betrachtung heller Objekte hervorbringt. LAMBERT, FONTANA und E. H. WEBER haben dargethan, daſs diese Verengerung beim Menschen und bei den höheren Wirbeltieren nicht durch eine direkte Wirkung des Lichts auf die Iris, sondern durch Reflex von den durch das Licht erregten Opticusfasern zustande kommt. Läſst man das Linsenbild einer Flamme direkt auf die Iris fallen, so bleibt der Pupillendurchmesser unverändert, er verkleinert sich aber sogleich, sowie nur ein Teil des Bildchens durch die Pupille auf die Netzhaut fällt. Bei Blinden, deren Retina die Erregbarkeit verloren hat, bleibt daher die Pupillenverengerung auf Einwirkung intensiven Lichts aus, obwohl die Iris noch ihre vollkommene Beweglichkeit besitzt. Durchschneidet man den Opticus, so tritt Verengerung der Pupille auf Reizung des zentralen, nicht des peripherischen Stumpfes ein, bleibt aber aus, sobald der Oculomotorius vorher durchschnitten ist (MAYO). Opticus und Oculomotorius müssen demnach im Hirn in anatomischen Konnex treten, damit die Erregung des ersteren auf die Bahn des letzteren übergehen könne.

In einer ähnlichen Reflexbeziehung zum Irissphinkter steht auſser dem Sehnerven nur noch der Trigeminus, dessen sensibler Augen- und Nasenast bei peripherer Reizung ebenfalls doppelseitige Pupillenverengerung hervorruft.[1] Man kann für diesen Fall jedoch Zweifel hegen, ob die motorischen Nervenfasern, deren reflektorische Erregung die Kontraktion des Schlieſsmuskels der Pupille auslöste, wirklich auch dem Oculomotorius angehören und nicht vielleicht eher den pupillenverengenden Nerven entsprechen, welche der Stamm des Trigeminus dem Auge zuführt. Jenachdem die eine oder die andre Annahme in Zukunft sich als richtig erweisen sollte, würden wir entweder den hier besprochenen Reflexvorgang als einen zwischen Trigeminus und Oculomotorius abspielenden aufzufassen haben, oder als einen solchen, welcher zwischen bestimmten zentripetal- und zentrifugalleitenden Fasern des Trigeminus selbst Platz greift.

Die Pupillenverengerung, welche bei einigen niederen Tierarten (Frosch, Aal) im exstirpierten Auge durch Bestrahlung der Iris hervorgerufen wird, ist dagegen nur aus einer direkten Lichtwirkung auf bestimmte Elemente der Regenbogenhaut zu erklären.[2] Dieselben liegen nach den unstreitig richtigen Beobachtungen H. MUELLERS im Pupillarteile der Iris, sind ihrer Beschaffenheit nach aber unbekannt.

Der merkwürdigen Association, welche zwischen den Kontraktionen der inneren geraden Augenmuskeln und der Pupillenverengerer besteht, haben wir schon früher gedacht. Dieselbe weist wohl unzweifelhaft auf einen nervösen Zusammenhang beider mit einem gemeinschaftlichen Willenszentrum hin. Endlich ist noch auf eine innige anatomische Verbindung bestimmter Faserportionen des rechten und linken Oculomotorius aus der Thatsache zu schlieſsen, daſs beide von diesem Nerven versorgte Pupillenverengerer sich stets

---

[1] Vgl. J. BUDGE, *Üb. d. Beweg. d. Iris.* Braunschweig 1855. p. 101. — J. MUELLER, *Handb. d. Physiol. d. Menschen.* 4. Aufl. Coblenz 1844. Bd. I. p. 614. — HURWITZ, *Üb. d. Reflexdilatation d. Pupille.* Dissert. Erlangen 1878. p. 16.

[2] BROWN-SÉQUARD, *Journ. de la physiol. de l'homme et des animaux.* 1859. T. II. p. 281 u. 451. — HEINR. MUELLER, *Stzber. d. Würzburger physikal.-medicin. Gesellsch.* 1859. p. L.; *Würzburger natw. Ztschr.* 1860. Bd. II. p. 133; *Gesammelte u. hinterlassene Schriften*, herausgegeb. von OTTO BECKER. Leipzig 1872. p. 215 u. 222. — SCHUR, *Ztschr. f. ration. Med.* 3. R. 1868. Bd. XXXI. p. 373.

gleichzeitig kontrahieren, auch wenn die anregende Ursache dazu nur von der Retina des einen Auges ausgeht. Beide Pupillen ziehen sich gleichzeitig und beim Menschen (nicht aber beim Kaninchen) sogar in gleich hohem Grade zusammen, selbst wenn nur der einen Netzhaut intensive Lichtreize zugeführt werden, und in ganz ähnlicher Weise bewirkt nach den öfters bestätigten vivisektorischen Versuchen von FLOURENS auch die direkte Erregung einer Seitenhälfte des vorderen Vierhügelpaares beiderseitige Pupillenverengerung. Zur Erklärung dieser engen funktionellen Verknüpfung des linken und rechten Irissphinkters bieten sich mehrere Hypothesen dar. Nach der einen hätten wir uns zu denken, daſs die Ursprungszellen beider Irisoculomotorii untereinander anastomotisch zusammenhängen, nach der andren uns vorzustellen, daſs jeder zu einem Irisoculomotorius gehörige zentrale Zellenkomplex von beiden Gehirnhälften her mit reflektorischen Zuleitungsfasern versorgt wird, nach der dritten endlich, daſs eine partielle Kreuzung der Oculomotoriusfasern in der Mittellinie existiert und jeder in der einen Gehirnhälfte entspringende Oculomotorius somit Fasern an beide Sphinkteren abgibt. Welche von diesen Annahmen den Vorzug verdient, ob vielleicht sogar jede von ihnen eine thatsächliche Grundlage beanspruchen kann, wird sich erst entscheiden lassen, wenn die Histologie genauere und umfassendere Aufschlüsse über die Verbindungen der Ganglienzellen unter sich und mit Nervenfasern erteilt haben wird als bisher. Die Physiologie kann für jetzt nur den Ort näher bestimmen, an welchem die reflektorische Erregung der Sphinkternerven erfolgt. Nach den Experimenten von HENSEN und VOELCKERS[1] (bei Hunden) liegt derselbe am Boden des dritten Gehirnventrikels dicht vor dem vorderen Eingange in den *aquaeductus Sylvii*, da von hier aus durch vorsichtiges elektrisches Tetanisieren deutliche Pupillenverengerung gleichzeitig auf beiden Augen zu erzielen ist. Es ist jedoch auch nach Abtragung bestimmter Abschnitte der Occipitallappen am Groſshirn Pupillendilatation, also Lähmung des Sphinkter, beobachtet worden[2], und somit noch ein zweites höher gelegenes Ursprungsgebiet des Oculomotorius vorauszusetzen. Was die übrigen Muskelnerven des Oculomotorius anbetrifft, so ist mittels des gleichen Verfahrens von den genannten Beobachtern konstatiert worden, daſs die Nervenröhren für den *tensor chorioidae* etwas weiter vorwärts, da wo der Boden des dritten Ventrikels in die Rückwand des Infundibulum übergeht, entspringen, diejenigen des *rectus internus* dagegen weiter hinterwärts am vorderen Eingang des *aquaeductus Sylvii*, und vom Boden des letzteren selbst der Reihe nach von vorn nach hinten diejenigen des *rectus superior*, des *levator palpebrae superioris*, des *rectus* und des *obliquus inferior*.

---

[1] HENSEN u. VOELCKERS, *Arch. f. Ophthalm.* 1878. Bd. XXIV. a. a. O., u. PFLUEGERS *Arch.* 1883. Bd. XXXI. p. 309. — Vgl. d. abweichenden Ergebnisse von BECHTEREW, PFLUEGERS *Arch.* ebenda. p. 60, u. 1884. Bd. XXXIII. p. 240.

[2] HITZIG, *Ctrbl. f. d. med. Wiss.* 1874. p. 548.

Die anatomischen Verhältnisse des dritten Gehirnnerven sind insofern klar, als keine Meinungsverschiedenheit darüber herrscht, daſs die im Bodengrau der dritten Gehirnhöhle und des *aquaeductus Sylvii* enthaltenen, etwas pigmentierten Ganglienzellen gröſserer Art als die zentralen Endpunkte der motorischen Oculomotoriusfasern anzusehen sind und als Komplex den ihnen zuerst von STILLING beigelegten Namen eines Oculomotoriuskerns verdienen. Auſserdem haben aber JACUBOWITSCH und OWSJANNIKOW auch noch geglaubt, eine Anzahl kleinerer Ganglienzellen, welche um den *aquaeductus Sylvii* in den Vierhügeln gelagert sind, wegen ihrer geringen Gröſse als Ursprungsstätten sensibler Oculomotoriusfasern ansprechen zu dürfen. Indessen kann diese auf bloſse Volumensdifferenzen basierte Mutmaſsung einen wirklichen Beweis für die gemischte Natur des Augenmuskelnerven kaum abgeben, da wir hinsichtlich der Endigungsweise sensibler Nerven in oder an Ganglienzellen im Grunde doch nur über Hypothesen verfügen (s. o. p. 10). Ganz unzureichend sind ferner auch die anatomischen Ermittelungen über die physiologisch sichergestellten reflektorischen Verbindungsbahnen zwischen Oculomotorius einerseits, Opticus und Trigeminus anderseits. Bezüglich der Fasern des Oculomotoriusstamms selbst steht jedoch fest, daſs sie aus den vorhin genannten Teilen des Mittelhirns hervorstrahlen, in frontalen Ebenen gelegen die Groſshirnstiele bogig geschwungenen Verlaufs durchsetzen und schlieſslich aus der gewölbten Mitte der letzteren ziemlich nahe der sagittalen Mittellinie aus der basalen Fläche des Gehirns heraustreten. Eine Kreuzung der zu den beiderseitigen Stämmen hinziehenden Nervenröhren in der Mittelebene des Gehirns ist von KOELLIKER gesehen worden. Nach andern hätte man aber in den vermeintlichen Kreuzungsfasern nur Kommissurenfasern zu erblicken, welche die beiderseitigen Oculomotoriuskerne untereinander verknüpfen. Der periphere Verlauf des Oculomotorius ist durch die Einlagerung von Ganglienzellen in Form des orbitalen *Ganglion oculomotorii*[1] ausgezeichnet.

Der nächstfolgende vierte Gehirnnerv, der *Nervus trochlearis*, hat nur eine physiologische Aufgabe zu erfüllen, die Innervation des *musculus obliquus superior*, oder, wie er auch genannt wird, des *musculus trochlearis sive patheticus*. Streitig ist wie beim Oculomotorius, ob er neben seinen motorischen auch noch sensible Nervenfasern dem von ihm versorgten Muskel zuführt. Ausnahmsweise kann es nach ADAMUEK[2] geschehen, daſs die pupillenverengenden Nervenröhren in seinem Stamme statt in dem des Oculomotorius verlaufen.

Gleich kurz können wir uns über die physiologischen Leistungen des sechsten Gehirnnerven, den wir mit Unterbrechung der Reihenfolge zweckmäſsig schon an dieser Stelle in Erwähnung bringen, fassen. Die ihm zugewiesene Funktion geht schon aus seinem Namen, *Nervus abducens*, hervor, durch welchen eben ausgedrückt wird, daſs er den gleichnamigen Augenmuskel (*musculus abducens* oder *musculus rectus externus oculi*) mit motorischen, möglicherweise auch mit sensibeln Fasern versorgt. Das regelmäſsige Zusammenwirken des *musculus rectus internus* des einen mit dem *musculus rectus externus* des andren Bulbus macht einen anatomischen Zusammenhang zwischen den zentralen Ursprüngen des *n. abducens* und eines Teils des *n. oculomotorius* wahrscheinlich.

---

[1] Vgl. G. SCHWALBE, *Jenaische Ztschr. f. Naturwiss.* 1879. Bd. XIII. p. 173.
[2] ADAMUEK, *Ctrbl. f. d. med. Wiss.* 1870. p. 177.

Den Ursprung des *n. trochlearis* liefsen die älteren Beobachter seit STILLING sämtlich mit zwei Wurzeln erfolgen, einer stärkeren, welche von der Austrittsstelle des Nervenstamms aus dem Seitenrande des vorderen Marksegels nach hinten zum Bodengrau des *sinus quartus* abwärts steigt und daselbst mit den grofsen Ganglienzellen des *locus coeruleus* Verbindungen eingeht[1] (untere Abteilung der zentralen Bahn des *n. trochlearis*, STILLING, hintere Trochleariswurzel, HENLE), und einer schwächeren, welche in sagittaler Richtung nach vorn zu dem Grau unterhalb des *aquaeductus Sylvii* hinzieht, um daselbst an Ganglienzellen (oberer Trochleariskern) zu endigen (obere Abteilung der zentralen Bahn des *n. trochlearis*, STILLING, vordere Trochleariswurzel, HENLE). Seit MEYNERTS[2] Untersuchungen wird dagegen jetzt nur noch die zweite schwächere Wurzel als Trochleariswurzel angesehen und demgemäfs auch nur der ihr zugehörige Kern als Trochleariskern bezeichnet, die erste stärkere Wurzel aber dem *n. trigeminus* zugerechnet. Von jener scheint beim Menschen wenigstens festgestellt, dafs sie sich mit derjenigen der andren Seite im vorderen Marksegel vollständig durchkreuzt, dafs die von der linken Gehirnhälfte entspringende Wurzel also den rechten Trochlearisstamm bildet und umgekehrt, auf diese werden wir bei Besprechung des Trigeminusursprungs noch einmal zurückkommen. Ob bei Tieren ebenfalls eine totale Durchkreuzung der beiden Trochleares existiert, mufs nach experimentellen Untersuchungen von EXNER[3] zweifelhaft erscheinen.

Über den cerebralen Ursprung und Verlauf des *n. abducens* bestehen gegenwärtig ebenfalls keine Meinungsdifferenzen mehr. STILLINGS Angabe, dafs dieser Nerv einen gemeinsamen Kern mit dem siebenten Gehirnnerven, den *n. facialis*, besitze, hat der richtigeren SCHROEDER VAN DER KOLKS, dafs die Fasern des Abducens den Kern des Facialis nur durchbohrten, um anderswo im Grau der Rautengrube zu endigen, weichen müssen. Es unterliegt zur Zeit keinem Zweifel, dafs auch dem *n. abducens* ein besonderer grauer Kern zukommt.[4] Die grofsen multipolaren Ganglienzellen, welche denselben zusammensetzen, finden sich nahe der freien Oberfläche der Rautengrube dicht neben der Raphe ziemlich genau in der Höhe des Übergangs von *pons* und *medulla oblongata*. Eine Kreuzung der beiderseitigen Abducentes ist nirgends beobachtet worden, ebensowenig etwas Sicheres bekannt über Verbindungen ihrer Kerne mit Kernen andrer Nerven, z. B. mit einem Teile des Oculomotoriuskernes.

Wir nehmen jetzt die zu gunsten des *n. abducens* unterbrochene Reihenfolge der Hirnnerven mit der Betrachtung des fünften derselben, des *Nervus trigeminus* oder *quintus*, von neuem auf. Er ist unter allen bisher besprochenen der erste Gehirnnerv, welchen wir unbedingt als einen gemischten bezeichnen dürfen, in dessen Stamm zweifellos zentripetal- und zentrifugalleitende Elemente nebeneinander verlaufen. Die zentripetalleitenden Fasern gehören zur Klasse der sensibeln Nervenröhren, die zentrifugalleitenden haben dagegen sehr verschiedenartige Funktionen zu versehen; die einen von ihnen regen quergestreifte und glatte Muskeln zur Aktion an, sind also motorische Nervenfasern, andre bringen das glatte Muskelsystem gewisser Blutgefäfsbezirke zur Erschlaffung, gehören folglich zur Klasse der dilatierenden Gefäfsnerven, noch andre rufen als sekretorische Nerven die Thätigkeit bestimmter Drüsen hervor; fraglich ist, wie die bei Reizung bestimmter Trigeminusäste

[1] HENLE, *Handb. d. system. Anat.* (Ausgabe von 1871.) Bd. III. Abth. 2. p. 240.
[2] MEYNERT, STRICKERS *Handb. d. Gewebelehre.* etc. Vgl. auch dieses Lehrb. unt. p. 134.
[3] EXNER, *Wiener Stzber.* Math.-natw. Cl. III. Abth. 1874. Bd. LXX. p. 151.
[4] Vgl. KRAUSE, *Handb. d. menschl. Anat.* Hannover 1876. 3. Aufl. Bd. I. p. 415 u. 418. — GOWERS, *Ctrbl. f. d. med. Wiss.* 1878. p. 417.

auftretende Beschleunigung der Lymphbildung[1] und der Kammerwasserausscheidung im Auge[2] zu deuten ist, ob hierbei Erregungen besonderer Arten sekretorischer Nerven stattfinden oder vielleicht nur von Vasodilatatoren, welche indirekt durch Erweiterung der Blutgefäſse eine vermehrte Abscheidung jener Flüssigkeiten bewirken; endlich sollen im Trigeminusstamme auch Nervenröhren enthalten sein, welche die Ernährungsvorgänge innerhalb der Hornhaut des Auges, sowie der Schleimhäute der Nase und des inneren Ohrs regulieren, sogenannte trophische Nerven.

Zur näheren Erforschung aller dieser mannigfachen durch den Trigeminus vermittelten Thätigkeitsäuſserungen peripherer und zentraler Körperorgane stehen, wie überhaupt bei allen Funktionsprüfungen von Nerven, nur zwei Methoden zur Verfügung, die Durchschneidung des betreffenden Nervenstammes unter nachfolgender Ermittelung der innerhalb des von ihm versorgten Körpergebiets zum Fortfall gebrachten funktionellen Leistungen, und ferner die Reizung desselben unter Beachtung der dabei zutage tretenden Effekte.

Die Durchschneidung des gesamten Trigeminusstamms kann seiner anatomischen Lage wegen nur intrakraniell unternommen werden und ist in dieser Art zuerst von Fodéra ausgeführt, ihren Wirkungen nach aber zuerst von Magendie einer gründlichen Analyse unterzogen worden. Als auffälligstes Resultat ergibt dieselbe zunächst, daſs der Trigeminus der wesentliche Gefühlsnerv der vorderen Kopfhälfte ist. Seine sensibeln Fasern versorgen die ganze Gesichtsfläche, die Augenhöhle, den Augapfel, die Nasenhöhle, die Mundschleimhaut, die Zunge, den Gaumen, die Zähne, die Vorderfläche des äuſseren Ohrs, den äuſseren Gehörgang, vermitteln daher die Empfindlichkeit und den Tastsinn dieser Teile. Von der auſserordentlichen Feinheit des Tastsinnes der Zungenspitze, von der Wichtigkeit der Zähne als unmittelbarer Tastorgane beim Kauen ist früher die Rede gewesen. Lieſse sich erweisen, daſs die Augenmuskeln ihre sensibeln Fasern vom Trigeminus bezögen, so müſsten wir ihm auch die Erzeugung der vielbesprochenen Augenmuskelgefühle zuschreiben. Daſs die von den Nasenschleimhautästen dieses Nerven vermittelten Gefühlsempfindungen mitunter fälschlich als Geruchsempfindungen bezeichnet werden, ist ebenfalls schon (Bd. II. p. 213) zur Genüge erörtert worden. Der leichte Eintritt der komplizierten Kontraktionen aller Respirationsmuskeln als Reflexe auf Reizung der Enden dieser Fasern ist eine der Thatsachen, welche eine anatomische Kommunikation der Ursprungsorgane des Trigeminus mit andern Innervationsherden beweisen. Daſs der Zungenast desselben höchst wahrscheinlich nicht die Bedeutung eines Ge-

---

[1] W. Krause, *Ztschr. f. rat. Medic.* 1855. N. F. Bd. VII. p. 148. — Cohnheim, *Vorlesungen üb. allgem. Pathol.* 2. Aufl. Bd. I. p. 135. — R. Heidenhain, *Arch. f. Physiol.* Supplbd. 1883. p. 133 (174).

[2] Chabbas, *Üb. d. Sekret. d. humor aqueus in Bezug auf d. Frage nach d. Ursachen d. Lymphbildung.* Dissert. Koenigsberg i/Pr. 1878.

schmacksnerven besitzt, wie so vielfach behauptet worden ist, haben wir schon an einem andren Orte nachzuweisen gesucht; es scheint unzweifelhaft, dafs alle seine sensibeln Fasern ausschliefslich zur Produktion von Tastempfindungen, Gemeingefühlen und Reflexen befähigt sind.

Früher ist gar behauptet worden, dafs der Trigeminus auch an der Entstehung der Gesichts-, Geruchs- und Gehörsempfindung teil habe. Man zog diesen voreiligen Schlufs aus pathologischen Beobachtungen oder experimentellen Erfahrungen, indem man zuweilen nach Entartung oder Durchschneidung des Nerven Verlust jener Sinne eintreten sah, oder aus vergleichend-anatomischen Thatsachen, indem bei einzelnen höheren und niederen Tieren die fraglichen Sinnesnerven als Äste des Trigeminus betrachtet werden. Erstere Beweisgründe sind entschieden irrig, der Verlust jener Sinne nach Verletzungen des Trigeminus ist, wo er ja eintritt, ausschliefslich die Folge der gestörten Ernährung der betreffenden Sinnesorgane, welche vom Trigeminus abhängig ist. Longet gibt an, dafs der Gesichtssinn nicht verloren gehe, aber beträchtlich geschwächt werde. Schiff und Bernard überzeugten sich, dafs nach der Operation das Sehvermögen vollkommen normal ist. Dafs die später regelmäfsig eintretenden Trübungen der Cornea und Exsudationen im Innern des Augapfels die Gesichtswahrnehmungen beeinträchtigen und endlich aufheben, versteht sich von selbst. Auf die vergleichend-anatomischen Thatsachen können wir hier nicht weiter eingehen, bemerken nur, dafs dieselben teils streitig sind, teils nicht das mindeste für den Menschen und alle diejenigen Tiere beweisen, bei welchen gesonderte Sinnesnerven für Geruch u. s. w. vorhanden sind.

Die motorischen Fasern des Trigeminus gehen, wie die Anatomie lehrt, zu folgenden Kau- und Schluckmuskeln: *m. masseter, temporalis, pterygoidei, mylohyoideus, digastricus anterior, tensor palati mollis.* Ganz entsprechend finden wir diese denn auch nach gelungener intrakranieller Durchschneidung des Quintus gänzlich gelähmt. Erfolgte die Operation nur auf einer Seite, so können die Tiere noch mit Hilfe der Muskeln der andren Seite den Kiefer unvollkommen bewegen, den willkürlichen ersten Teil des Schluckaktes, welcher durch die Mylohoidei vollzogen wird, zur Not ausführen und sich forternähren; die einseitige Thätigkeit zeigt sich bei Nagern sehr deutlich durch die schräge Abschleifung der Vorderzähne. Sind die Nerven beider Seiten durchschnitten, so hängt der Unterkiefer schlaff herab, die Tiere vermögen keine Speisen mehr zu sich zu nehmen und verhungern daher.

Von andern Muskeln versorgt der Trigeminus noch den *tensor tympani,* worüber schon beim Gehörssinn (s. Bd. II. p. 261) hinreichend gehandelt worden ist, und endlich, wie ebenfalls bereits (s. o. p. 80) angedeutet worden ist, hier aber noch in einigen Punkten der Ergänzung bedarf, auch den *sphincter iridis.* Der Einflufs des Quintus auf den letztgenannten Muskel ist bei Kaninchen wenigstens ein ganz eigentümlicher und darum häufig für fraglich gehalten. Unmittelbar nach der intrakraniellen Durchschneidung des Hauptstammes oder seines Augenastes, des *ramus ophthalmicus,* stellt sich bei diesen Tieren jedesmal eine sehr beträchtliche Verengerung der Pupille ein. Diese Verengerung bleibt aber nicht bestehen, wie Magendie

angegeben hat, sondern schwindet nach einiger Zeit gänzlich, ein sicherer Beweis dafür, daſs sie als eine Reizerscheinung, bedingt durch die mit der Neurotomie verbundene Quetschung, angesehen werden muſs. In vollkommener Übereinstimmung damit sehen wir denn auch die rückgängig gewordene Pupillenkontraktion wiederkehren, sobald wir den peripheren Stumpf des durchtrennten Trigeminus mechanisch oder elektrisch erregen. Stets aber, mag nun die Modifikation der Pupillenweite infolge von Quintusdurchschneidung oder von direkter Quintusreizung aufgetreten sein, überdauert sie lange Zeit den sie ursächlich bedingenden Eingriff und schwindet nicht momentan mit demselben, wie es der Fall ist für diejenige Veränderung des Pupillendurchmessers, welche man durch direkte oder reflektorische Erregung des Oculomotorius zu erzielen vermag. Eine zweite Differenz zwischen den Sphinkterfasern des dritten und fünften Gehirnnerven beruht auf der Verschiedenartigkeit ihres Verhaltens gewissen Giften gegenüber. Man weiſs, daſs Einträufelung 1prozentiger Atropinlösung in den Konjunktivalsack des Auges infolge von Diffusion des Giftes in die vordere Kammer die Irisendigungen des Oculomotorius bei Menschen und bei Tieren vollständig lähmt. Reflektorische oder (bei Tieren) direkte Reizung[1] des dritten Gehirnnerven, bleibt im atropinisierten Auge ohne jeden Effekt auf die Pupillenweite. Prüft man hingegen den Trigeminus der Kaninchen in der gleichen Richtung, so zeigt sich, daſs der vorhin geschilderte Einfluſs dieses Nerven auch in dem vergifteten Auge ungeschwächt fortbesteht, daſs folglich im Gegensatz zu den peripheren Endigungen des Oculomotorius diejenigen des Trigeminus bei Kaninchen nicht paralysiert worden sind. Erst bei direkter Injektion der 1prozentigen Atropinlösung in den *humor aqueus*, also bei sehr viel stärkeren Vergiftungsgraden sehen wir auch den Effekt der Trigeminusreizung erlöschen.

Ganz abweichenden Verhältnissen begegnet man indessen bei andern Tierarten, z. B. den Hunden. Hier scheinen die dem Trigeminus entstammenden Sphinkterfasern denjenigen des Oculomotorius völlig zu gleichen. Die Durchschneidung des Quintus hat deshalb bei dieser Tierart, wie schon Magendie richtig beobachtet hat, Marfels und Cl. Bernard bestätigt haben, keine Verengerung, sondern im Gegenteil eine Erweiterung des Sehlochs zur Folge. Von Wichtigkeit ist, daſs die Pupille bei keiner Tierspezies nach der Neurotomie des Quintus ihre Beweglichkeit verliert; selbst bei Kaninchen reagiert sie in gewohnter Weise auf Lichtreizungen der Netzhaut, sobald ihre anfänglich starke Verengerung nachzulassen beginnt.[2]

---

[1] Gruenhagen, *Arch. f. pathol. Anat.* 1864. Bd. XXX. p. 514. — Bestätigende Beobachtungen s. bei Bernstein u. Dogiel, *Verhdl. d. naturhistor.-med. Vereins zu Heidelberg.* 1866. Bd. IV. p. 28; *Ctrbl. f. d. med. Wiss.* 1866. p. 453.

[2] Vgl. Cl. Bernard, *Leçons sur la physiol. et la pathol. du système nerv.* Paris 1858. T. II. p. 65. — Budge, *Über d. Beweg. d. Iris.* Braunschweig 1855. p. 98 u. fg. — Gruenhagen, Pfluegers *Arch.* 1875. Bd. X. p. 172.

Von einigen Autoren ist nach der intrakraniellen Durchschneidung des Quintus Unbeweglichkeit des Augapfels und der Augenlider beobachtet und als Beweis dafür angesehen worden, dafs der Trigeminus sowohl für die äufseren Muskeln des Bulbus als auch für diejenigen der Lider motorische Nervenröhren enthalte (Magendie). Ja man hat sogar den Trigeminus als die Quelle der motorischen Nerven der Lippen und des Gesichts bezeichnet. Sorgfältigere Untersuchungen haben jedoch erwiesen, dafs der fünfte Gehirnnerv den Bewegungen der genannten Muskeln in keiner Weise vorsteht, dafs vielmehr die zuweilen beobachtete Unbeweglichkeit entweder von unbeabsichtigten Mitverletzungen des Oculomotorius in der Schädelhöhle bei der Operation herrührte, oder die grofse Seltenheit von Bewegungen der genannten Teile, welche notwendig durch den Wegfall reflektorischer Anregung bedingt war, zu der irrigen Annahme einer motorischen Lähmung veranlafst hat. Bernard fand in einem Falle nach vollkommen gelungener Operation den Augapfel ebenso vollkommen beweglich, als auf der gesunden Seite.

Der Trigeminus enthält ferner Fasern, deren Erregungszustand den Absonderungsprozefs in gewissen Drüsen, erwiesenermafsen in der Parotis, der Submaxillar- und Sublingualdrüse und den Thränendrüsen, hervorruft. Die Erscheinungsweise desselben und seine Auslösung durch reflektorische Erregungen der verschiedensten Art ist schon bei einer andren Gelegenheit (Bd. I. p. 144 und 150) besprochen worden. Ebenda haben wir auch gezeigt, wie weit wir noch von einer wirklichen Erklärung des so merkwürdigen von C. Ludwig entdeckten Vorgangs entfernt sind. Hier bleibt uns nur übrig, einige bisher unberücksichtigt gelassene Punkte hinsichtlich der Verteilung und Herkunft der sekretorischen Trigeminusfasern nachzutragen. Man könnte geneigt sein, aus der Anwesenheit der letzteren im Verzweigungsgebiete des dritten Trigeminusastes auf ihr Vorkommen auch in den Ursprungswurzeln des Quintus zu schliefsen. Dies wäre indessen ganz irrig. Denn wie die übereinstimmenden Erfahrungen von Ludwig und Rahn, Cl. Bernard, Eckhard[1] u. a. zunächst für die Submaxillardrüse lehren, werden die betreffenden Nervenröhren erst durch die *chorda tympani* dem Lingualisaste des Quintus zugeführt und entstammen in letzter Instanz dem siebenten Gehirnnerven, dem Facialis. Denn erstlich hört ihrem Befunde gemäfs die reflektorisch durch Reizung der Mundschleimhaut hervorgerufene Absonderung der Submaxillardrüse auf, wenn der Facialis an seinem Gehirnende durchtrennt worden ist, und zweitens erfolgt unter den gleichen Umständen bei isolierter Reizung des Trigeminus in der Schädelhöhle durchaus kein Speichelausflufs aus dem Whartonschen Gange.

In gleicher Weise wie die Submaxillardrüse steht auch die von Lingualiszweigen versorgte Unterzungendrüse unter der Herrschaft des Facialis. Etwas komplizierter liegen die Verhältnisse bei der Parotis. Zwar ist sichergestellt, dafs die Sekretionsnerven

---

[1] Ludwig u. Rahn, *Ztschr. f. rat. Med.* 1851. N. F. Bd. I. p. 285. — Cl. Bernard *Leçons sur la physiol. et la pathol. du système nerveux.* T. II. p. 154 u. 155. — Eckhard, *Beitr. z. Anat. u. Physiol.* Giefsen 1863. Bd. III. p. 49. — Vulpian, *Cpt. rend.* 1885. T. CI. p. 851.

derselben, welche nach CL. BERNARDS[1] vielfach bestätigten Angaben in einem Aste des Quintus, dem *ramus auriculo-temporalis,* verlaufen, dem Hauptstamme des Quintus fehlen und erst dem genannten Zweige desselben von andrer Seite her beigemengt werden. Aber das fremde Nervengebiet, aus welchem die sekretorischen Nerven der Parotis in die Bahn des Auriculo-temporalis gelangen, ist nicht dasjenige des Facialis, wie CL. BERNARD und NAWROCKI[2] noch glaubten, sondern dasjenige des Glossopharyngeus (LOEB[3]). Die Richtigkeit dieses Satzes folgt unmittelbar daraus, dafs peripher auf der Mundschleimhaut angebrachte Geschmacksreize bei Hunden keine Parotisabsonderung mehr auf dem Wege des Reflexes erzeugen, sobald entweder der Glossopharyngeus intrakraniell oder auch nur sein *ramus tympanicus* in der Paukenhöhle durchschnitten worden ist. Wir haben uns also zu denken, dafs die sekretorischen Nervenröhren der Ohrspeicheldrüse aus dem *n. glossopharyngeus* zum *ram. tympanicus,* von hier zum Facialis und von diesem endlich durch den *n. petrosus superficialis minor* und das *ganglion oticum* zum *n. auriculo-temporalis* übertreten.[4] Die Sekretion der Parotis kann demgemäfs auch durch Zerstörung gewisser Abschnitte des Facialis zum Stillstand gebracht werden, ohne dafs man darum berechtigt wäre, diesen Nerven als Sekretionsnerven der Ohrspeicheldrüse zu bezeichnen. Sie stockt, wie CL. BERNARD ganz richtig geschildert hat, wenn der ganze Facialisstamm innerhalb des Felsenbeins durchschnitten oder ausgerissen, oder auch, nach SCHIFF, wenn das *ganglion geniculatum* eben da exstirpiert wird, sie dauert hingegen fort, wenn nur die *chorda tympani* in der Paukenhöhle oder der Facialis unterhalb des *foramen stylomastoideum* durchtrennt wird. Die letzte von Trigeminusästen (*n. lacrymalis* u. *subcutaneus malae*[5]) versorgte Drüse endlich, die *glandula lacrymalis,* bezieht ihre sekretorischen Nerven offenbar auch nicht aus den Trigeminuswurzeln, da REICH[6] unter BRUECKES Leitung festgestellt hat, dafs Reizung des peripheren Trigeminusstumpfs in der Schädelhöhle keine Thränenabsonderung hervorruft. Statt dessen sollen die eigentlichen zentrifugalleitenden Drüsennerven in sympathischen Ästen enthalten sein, welche aus der *medulla oblongata* hervorgegangen sich dem peripheren Laufe des *n. lacrymalis* und *subcutaneus malae* irgendwo anschliefsen. Dafs die Sekretion der Thränen ganz entsprechend derjenigen des Speichels (Bd. I. p. 150) auch auf reflektorischem Wege, besonders leicht durch periphere Erregung von

---

[1] CL. BERNARD, *Gaz. méd. de Paris.* 1860. No. 13.

[2] CL. BERNARD, *Leçons sur la physiol. et la pathol. du système nerveux.* Paris 1858. Bd. II. p. 155. — NAWROCKI, R. HEIDENHAINS *Studien d. physiol. Instit. zu Breslau.* Leipzig 1868. Heft 4. p. 125.

[3] LOEB, ECKHARDS *Beitr. z. Physiol. u. Anat.* Giefsen 1870. Bd. V. p. 1.

[4] Vgl. R. HEIDENHAIN, PFLUEGERS *Arch.* 1878. Bd. XVII. p. 16.

[5] Vgl. HERZENSTEIN, *Beitr. z. Physiol. u. Therap. d. Thränenorg.* Berlin 1868. — DEMTSCHENKA, *Zur Physiol. d. Thränensecr. u. Thränenleit.* Dissert. St. Petersburg 1871. — WOLFERZ, *Experim. Unters. üb. d. Innervationswege d. Thränendrüsen.* Dissert. Dorpat 1871.

[6] REICH, *Arch. f. Ophthalm.* 1873. Bd. XIX. Abth. 2. p. 38.

Fasern des Trigeminus selbst, z. B. der in der Nasenschleimhaut und der Conjunctiva endigenden, ausgelöst wird, lehrt die alltägliche Erfahrung. Von der beschleunigenden Wirkung, welche Reizung des *ram. lingualis* auf die Lymphabscheidung der Zunge[1], des *ram. ophthalmicus* auf die Absonderung des *humor aqueus* im Auge[2] ausübt, ist bisher noch nicht erwiesen worden, dafs dieselbe auf der Thätigkeit spezifischer zentrifugalleitender, sekretorischer Nerven beruht. Möglicherweise handelt es sich hierbei vielmehr um indirekte Folgeerscheinungen eines gesteigerten Blutzuflusses, wie er durch Erregung der sogenannten gefäfsdilatierenden, vasodilatatorischen, oder nach einem früher (Bd. I. p. 108 und 190) von uns gebrauchten Ausdrucke, Gefäfshemmungsnerven hervorgerufen wird. Letztere finden sich in allen Drüsenästen des Trigeminus neben den eigentlichen Sekretionsnerven vor und fehlen auch dem *ram. ophthalmicus* nicht, werden aber hinsichtlich ihrer Natur und Herkunft besser bei der Erörterung der Sympathicusfunktionen abgehandelt, wo zugleich die ebenfalls schon im ersten Bande dieses Lehrbuchs (p. 142) berührten Beziehungen, welche zwischen den Speicheldrüsen und dem Halsstrange des Sympathicus bestehen, aufs neue zur Sprache kommen müssen.

Endlich ist noch die Thätigkeit derjenigen Fasern des Trigeminus zu beleuchten, welche zu der Ernährung der von ihnen versorgten Gebilde in irgendwelcher funktionellen Beziehung stehen. Es wird dabei am Platze sein, auch die übrigen, an andern Nerven gewonnenen Thatsachen über nervöse Ernährungseinflüsse herbeizuziehen, mit andern Worten den jetzigen Stand der durchaus noch nicht klaren Lehre von den sogenannten „trophischen“ Nerven kritisch zu erläutern. Zunächst die den Trigeminus betreffenden Thatsachen.[3] Durchschneidet man denselben, trennt man also seine Fasern von ihren zentralen Endapparaten, so treten intensive entzündliche Ernährungsstörungen in seinem peripherischen Endigungsbezirk ein, die beträchlichsten im Auge.

Dieselben sind seit MAGENDIE Gegenstand häufiger Beobachtung gewesen und entwickeln sich der Reihe nach etwa folgendermafsen. Zunächst, wenige Stunden nach der Operation, beginnen sich die Gefäfse der Conjunctiva zu erweitern und stark zu füllen, die Injektion nimmt zu, und ist besonders ausgesprochen in einem intensiv roten, den Rand der Cornea umgebenden Ring.

---

[1] S. dieses Lehrb. p. 120.

[2] S. dieses Lehrb. p. 120.

[3] HERB. MAYO, *Anatom. and physiol. comment.* 1823. No. 2. — MAGENDIE, *Journ. de physiol. expérim. et pathol.* 1824. T. IV. p. 171 u. 302; *Vorlesungen üb. d. Nervensyst.*, deutsch von KRUPP, Leipzig 1841. p. 255. — LONGET, *Anat. u. Physiol. d. Nervensyst.*, übers. von A. HEIN etc. Bd. I. p. 131. — VALENTIN, *De functionibus nervor.* 1839. p. 23 u. 157; *Lehrb. d. Physiol.* Bd. II. p. 428. — V. GRAEFE, *Arch. f. Ophthalm.* 1854. Bd. I. p. 306. — SCHIFF, *De vi motor. baseos enceph.* p. 45; *Unters. z. Physiol. d. Nervensyst.* Frankfurt 1855. Bd. I. p. 2; *Lehrb. d. Physiol.* Lahr 1859. p. 381. — J. BUDGE, *Über d. Beweg. d. Iris.* Braunschweig 1855. — MARFELS, MOLESCHOTTS *Unters. z. Naturlehre.* 1857. Bd. II. p. 214. — CL. BERNARD, *Leçons sur la physiol. et la pathol. du système nerv.* Paris 1858. T. II. p. 48.

Die entzündete Conjunctiva sondert einen dicken Schleim oder Eiter, welcher die Augenlider häufig verklebt, in beträchtlichen Mengen ab. Einige Tage nach der Operation beginnt die Hornhaut sich zu trüben, wird allmählich alabasterweifs und geht häufig in Verschwärung über, welche in einzelnen Fällen, wenn das Tier die Operation lange genug überlebt, zur Perforation und somit zur Entleerung des Auges und vollständiger Atrophie des ausgeflossenen Bulbus führt. Zuweilen tritt statt dieser Geschwürsbildung eine Ablösung der Cornea am Rande ein (SCHIFF). Auch die Iris entzündet sich in der Regel, bedeckt sich mit Pseudomembranen, in der Augenkammer treten flockige Exsudatmassen auf, während die Kristalllinse und der Glaskörper an der Degeneration des Auges keinen Anteil nehmen, die Netzhaut nur eine stärkere Blutfülle zeigt. Die Intensität und die Schnelligkeit des Verlaufs dieser pathologischen Veränderungen des Auges ist bei verschiedenen Tieren sehr verschieden, hängt zum Teil auch von Nebenumständen ab. Aufser am Auge zeigen sich auch in andern Verbreitungsbezirken des Trigeminus mehr oder weniger beträchtliche Ernährungsstörungen. Die Nasenschleimhaut füllt sich stärker mit Blut, beginnt eine profuse Schleimabsonderung und soll nach MAGENDIE zuweilen durchaus entarten. Dafs mit dieser Alteration der Nasenschleimhaut Verlust des Geruchs verbunden ist, dieser aber nur aus einer Zerstörung der peripherischen Endgebilde des Geruchsnerven, nicht etwa aus einer direkten Beziehung des Trigeminus zum Geruchssinn zu erklären ist, bedarf keiner weiteren Erläuterung. Auch in der Mundschleimhaut an den Lippen, der Zunge, treten Gefäfsinjektionen und Ulcerationen auf, die Schleimhaut des Mittelohrs vereitert.[1] Endlich finden sich auch Angaben über Veränderungen im äufseren Ohr, dessen Schmalzabsonderung ebenfalls unter dem Einflufs des Trigeminus stehen soll.

In keinem Fall überleben die Tiere die einseitige Durchschneidung des Trigeminus lange Zeit, die meisten sterben schon nach 6—7 Tagen, andre überleben sie 17 Tage und noch länger.

Die Operation der Trigeminusdurchschneidung bietet grofse Schwierigkeiten. Ist es auch nicht schwer, den Nervenstamm intrakraniell zu erreichen, so ist doch selbst bei grofsem Geschick und vieler Übung kaum eine Sicherheit in bezug auf die vollständige Durchschneidung, die Vermeidung der Verletzung andrer Gehirnteile und der benachbarten grofsen Gefäfse, aus welchen letzteren dann tötliche Blutungen erfolgen können, zu erreichen. Die Zeichen, aus welchen man nach der Operation das vollständige Gelungensein erschliefsen kann, beschreibt besonders CL. BERNARD genau; in jedem Falle ist aber die Sektion des Tieres zum entscheidenden Beweise heranzuziehen. Noch gröfsere Schwierigkeiten erwachsen, wenn man den Nerven an einer vorher bestimmten Stelle, und zwar oberhalb des *ganglion Gasseri*, also zwischen diesem und der *medulla oblongata*, durchschneiden will. Zur Ausführung der Operation sind verschiedene Methoden und verschiedene Instrumente angegeben worden. Ein sehr zweckmäfsiges Messer hat CL. BERNARD beschrieben. Dasselbe trägt auf einem ziemlich langen runden Stiele eine kurze, schwach sichelförmig gekrümmte, am oberen Ende schräg abgeschnittene Klinge. Mit diesem Instrument durchbohrt man bei Kaninchen die unmittelbar hinter dem oberen Rande des *tuberculum condyloideum* des Unterkiefers befindliche dünne Stelle des Schläfenbeins, indem man die Spitze des Messerchens etwas nach vorn und oben richtet. Ist man in die Schädelkapsel eingedrungen, so schiebt man das Instrument mit horizontal gestellter Klinge, die Schneide derselben der Augenseite zugekehrt, nach innen und hinten längs der *pars petrosa* vorwärts. Bis zu einer gewissen Tiefe vorgedrungen, fühlt man plötzlich, dafs man das Ende der knöchernen Leitung erreicht hat, und gleichzeitig signalisiert auch das Schreien des Tieres die schmerzhafte Berührung des Quintus. Alsdann hat

---

[1] E. BERTHOLD, *Ztschr. f. Ohrenheilk.* 1881. Bd. X. p. 184.

man die Schneide des Messers nach hinten und unten zu drehen, in der gleichen Richtung nach abwärts zu drücken und mit dem vorsichtigen Herausziehen des Instruments die Neurotomie zu vollführen.

Die Entzündung namentlich des vorderen Augenabschnitts als regelmäfsige Folge einer intrakraniellen Neurotomie des Trigeminus oder seines Astes, des *ramus ophthalmicus*, zugegeben, und ferner als möglich eingeräumt, dafs der Ausfall einer spezifischen Nervenwirkung die Ursache jener trophischen Störung ist, fragt sich vor allem, ob wir auch imstande sind, die vorläufig doch nur supponierten trophischen Nervenröhren des Quintus objektiv nachzuweisen. Eine erste Aussicht auf eine bejahende Antwort war hier durch die ältesten von MAGENDIE mitgeteilten Versuchsergebnisse eröffnet, insofern aus denselben hervorzugehen schien, dafs der Ort, an welchem man die Durchschneidung des Trigeminus ausführt, für das Auftreten der Entzündungsvorgänge im Auge nicht ohne Einflufs ist. Bei Durchtrennung des Nerven vor dem Eintritt in das seinem Verlauf eingeschaltete *ganglion Gasseri*, zwischen dem letzteren also und dem verlängerten Mark, sollten die bulbären Ernährungsstörungen nach MAGENDIES Beobachtung weit später und viel weniger markiert zur Äufserung gelangen als bei der Durchtrennung des Trigeminus im Ganglion selbst oder jenseits des letzteren in seinem weiter peripher gelegenen Verlaufe. Aus diesen Beobachtungen haben MAGENDIE und seine Nachfolger den Schlufs gezogen, dafs die supponierten Ernährungsfasern des Trigeminus erst innerhalb des *ganglion Gasseri* entsprängen und demnach wirklich experimentell von den sensibeln Nervenfasern der Trigeminuswurzel zu sondern wären. Indessen liegt die Sache so einfach nicht. Denn abgesehen von den anatomischen Bedenken, welche dieser Vorstellung entgegenstehen (s. u. p. 133), haben die Versuchsdaten MAGENDIES einesteils noch keine allgemeine Bestätigung gefunden und würden andernteils, falls ihnen schliefslich dennoch ein Platz unter den sichergestellten physiologischen Fakten eingeräumt werden müfste, hinsichtlich ihrer Deutung einer frischen Analyse zu unterziehen sein. Was zunächst die Deutung betrifft, so wäre daran zu erinnern, dafs die Trigeminusdurchschneidungen vor und hinter dem *ganglion Gasseri* sich wahrscheinlich nach ihrer Wirkung auf die peripheren Nervenäste wesentlich voneinander unterscheiden. Im ersteren Falle, wo also die peripheren Nervenäste mit dem Ganglion in Zusammenhang bleiben, dürfte es nach Analogie der WALLERschen[1] Erfahrungen an Spinalganglien in ihnen zu keinem degenerativen Vorgange kommen, dagegen fraglos im zweiten Falle, wo das Ganglion nur mit dem zentralen Nervenstamme in Verbindung steht. Bevor man also letzteres als die Quelle besonderer trophischer Augennerven anspricht, müfste erst festgestellt sein, dafs es für die Ernährung der Augen-

[1] WALLER, s. dieses Lehrb. Bd. I. p. 618.

gewebe gleichgültig ist, ob sie von normal beschaffenen aber von ihrem cerebralen Ursprunge getrennten, oder von total degenerierten Nervenstämmen und Primitivröhren durchsetzt werden. Was nun ferner die Zuverlässigkeit der MAGENDIEschen Angaben anbelangt, so verweisen wir in dieser Hinsicht auf die erheblichen Differenzen zwischen den experimentellen Erfahrungen SCHIFFS und CL. BERNARDS.[1] Während jener mit gröſster Bestimmtheit allen und jeden Einfluſs des *ganglion Gasseri* auf die infolge der Trigeminusdurchschneidung eintretenden Ernährungsanomalien leugnet und behauptet, daſs, wo MAGENDIE und andre eine verminderte Intensität derselben wahrgenommen hätten, die Neurotomie eine unvollständige gewesen wäre, pflichtet dieser nicht allein MAGENDIE in allen Punkten bei, sondern geht noch über denselben hinaus, indem nach ihm die fraglichen Ernährungsstörungen sogar gänzlich in Fortfall kommen können, wenn man den Nerven nur in möglichster Entfernung von dem Ganglion an seinem cerebralen Abgangsorte durchtrennt und dasselbe damit vor einer nachträglichen Schädigung durch die Wundeiterung sicherstellt. Eine Schlichtung dieser Widersprüche ist nur durch exakte Kontrollversuche möglich. Diejenigen von SAMUEL[2], welcher nicht nur in dem *ganglion Gasseri*, sondern auch im *ganglion ciliare* und *oticum* trophische Ernährungszentren für Auge und Ohr nachgewiesen haben will, dürften einem solchen Anspruche kaum genügen; diejenigen ECKHARDS[3] lassen zwar erkennen, daſs Läsionen des Trigeminusursprungs im vorderen Abschnitte der Rautengrube Ernährungstörungen im Auge hervorrufen können, geben aber keine Antwort darauf, ob und welch eine Rolle hierbei vielleicht noch nebenher dem *ganglion Gasseri* zuerteilt ist.

Ein neuer Weg, auf welchem man dem uns beschäftigenden Problem näher zu kommen suchte, wurde von SNELLEN[4] betreten, führt aber ebenfalls nicht zum Ziel. Denn obschon die Thatsache, deren Entdeckung wir ihm verdanken, unschwer zu bestätigen gelingt, so zeigt eine genauere Erwägung doch bald, daſs von ihr allein eine entscheidende Auskunft über die Existenz besonderer trophischer Trigeminusfasern kaum erwartet werden kann. Nichtsdestoweniger wird aber unbedingt einzuräumen sein, daſs eine höchst wertvolle Handhabe zur Behandlung der ungemein schwierigen Frage gewonnen ist, seit wir durch SNELLEN wissen, daſs sich die Vereiterung des Auges nach Trigeminusdurchschneidung hintanhalten oder gar gänzlich verhindern läſst,

---

[1] M. SCHIFF, *Unters. z. Physiol. d. Nervensyst. mit Berücksichtigung d. Pathologie.* 1855. I. p. 95. — CL. BERNARD, *Leçons sur la physiol. et la pathol. du système nerv.* Paris 1858. T. II. p. 61.

[2] SAMUEL, *Königsberg. med. Jahrbb.* 1858. Bd. I. p. 20 u. 237, u. *Die trophischen Nerven.* Leipzig 1860.

[3] ECKHARD, *Beitr. z. Anat. u. Physiol.* Gieſsen 1876. Bd. VII. p. 154.

[4] SNELLEN, *De invloed der zenuwen op. de ontsteking.* Diss. Utrecht 1857; ferner *Nederl. Tijdschr. voor Geneesk.* 1864.

wenn man dasselbe vollständig vor äufseren Schädlichkeiten schützt. Das einfache Mittel, dessen sich SNELLEN bediente, um dieser Versuchsbedingung zu genügen, bestand darin, dem betreffenden Auge der operierten Kaninchen den gleichseitigen Ohrlöffel vorzunähen. Da Tiere, deren unempfindlich gewordene Bulbi auf die genannte Art gleichsam mit neuen empfindlichen Bedeckungen versehen wurden, unter solchen Verhältnissen tagelang nach der Operation die normale Durchsichtigkeit ihrer Hornhaut bewahrten, so glaubte er sich zu dem Schlusse berechtigt, dafs die Ernährungsstörungen des Auges nach Trigeminusdurchschneidung lediglich als indirekte Folgen der aufgehobenen Sensibilität anzusehen wären; das operierte Tier nehme mechanische Beleidigungen des Auges durch Stofs, fremde Körper u. s. w. nicht mehr wahr, und diese sonst gemiedenen oder schnell beseitigten traumatischen Einflüsse seien es, welche die Entzündung verursachten. Augen von Kaninchen, denen Sympathicus und Facialis durchschnitten würden und welche also keiner willkürlichen oder reflektorisch ausgelösten Lidbewegung fähig wären, blieben daher auch trotz der offenstehenden Lidspalte wochenlang normal, weil die intakte Sensibilität der Cornea, Conjunctiva und der gesamten Gesichtshaut eine anderweitige Abwehr der drohenden Schädlichkeiten hervorriefe, und würden erst dann von Entzündung, wie nach Trigeminusdurchschneidung, befallen, wenn man kleine Fremdkörper unter die zugebundenen Lider brächte. Je unbedingter diese Ergebnisse der SNELLENschen Untersuchungen dem Vorhandensein spezifisch trophischer Nerven den Stab brachen, um so eifriger, könnte man sagen, wurde die Diskussion fortgesetzt. Und zwar erhielt dieselbe geeignete Nahrung erstens durch übereinstimmende Beobachtungen von SCHIFF, MEISSNER und BÜTTNER[1], nach welchen die in Rede stehende Augenentzündung durch das Vornähen des Ohrlöffels wohl um mehrere Tage verzögert, aber nicht gänzlich verhindert werden kann, sondern früher oder später trotz der schützenden Bedeckung des Bulbus dennoch eintritt, und zweitens durch einige Fälle von partieller Durchschneidung des *ram. ophthalmicus*, in denen ungeachtet vollständiger Unempfindlichkeit des Auges ohne Anwendung irgendwelcher Schutzmittel die Entzündung desselben gänzlich ausblieb. Denn während jene Beobachtungen naturgemäfs den Wunsch erweckten, dauernde Erfolge durch Vervollkommnung des SNELLENschen Kunstgriffs zu erzielen und zur Ausmittelung einer genaueren Verbandsmethode (Vornähen einer aus steifem Leder hergestellten Kapsel mit Glasfenster) führten, bei deren Anwendung die Entzündung des unempfindlich gemachten Auges beliebige Zeit hindurch zurückzuhalten gelang, lieferten diese Operationsfälle das Material zu der Hypothese dafs dem *ram. ophthalmicus* des fünften Gehirnnerven aufser sensibeln

[1] MEISSNER u. BÜTTNER, *Ztschr. f. rat. Med.* III. R. 1862. Bd. XV. p. 254.

Nervenfasern auch noch andre funktionell verschiedenartige zukämen, und dafs die mehr oder weniger zufällige Erhaltung der letzteren das Ausbleiben der trophischen Störungen innerhalb der Cornea bedinge. Aus der Verbindung aber, welche MEISSNER und BÜTTNER zwischen dem Ergebnisse ihrer experimentellen Bemühungen und demjenigen ihrer Spekulation herstellten, entwickelte sich dann schliefslich die Lehre, dafs die nach Durchschneidung des Trigeminus oder seines Augenastes regelmäfsig sich entwickelnde Hornhautentzündung allerdings durch äufserliche Verletzungen, jedoch nicht durch solche veranlafst würde, deren Einwirkung auch im gesunden Auge bei mangelndem Schutz entzündliche Veränderungen hervorzurufen vermöchte, sondern dafs das Auge durch jene Operation in einen Zustand erhöhter Empfänglichkeit für oder „verminderter Widerstandsfähigkeit" gegen äufsere Einflüsse versetzt werde und, so vorbereitet, schon durch die geringfügigsten, für das normale Auge belanglosen Schädlichkeiten entzündlich erkranke. Nach MEISSNER und BÜTTNER führt mithin der *ramus ophthalmicus* des Trigeminus dem Auge neben sensibeln Fasern auch noch andre zu, welche im unversehrten Zustand durch eine nicht näher zu bezeichnende „trophische" Wirksamkeit die Gewebe des Auges gegen äufsere Reize resistent machen. Werden diese Fasern infolge ihrer Durchtrennung gelähmt, so reagieren die von dem unbekannten trophischen Einflufs befreiten Gewebe durch Entzündung gegen sonst unschädliche geringe Traumen. Hiermit war also in Übereinstimmung mit SNELLEN die traumatische, d. h. die durch äufsere Verletzungen bedingte Entstehungsursache der nach Trigeminusdurchschneidung im Auge auftretenden Ernährungsstörungen eingeräumt, zugleich aber im Widerspruch mit SNELLEN das Vorkommen besonderer trophischer Nerven im Augenaste des Trigeminus mit neuen Gründen verfochten.

Über das Schicksal, welches diese Lehre gehabt hat, können wir uns kurz fassen. Abgesehen davon, dafs der an und für sich schwer fafsliche Begriff einer verminderten Widerstandsfähigkeit die rätselhafte Thatsache, zu deren Erklärung er ersonnen wurde, unserm Verständnis nicht näher rückt, hat auch der direkte Versuch gerade im Gegenteil gelehrt, dafs die Cornea eines Auges, dessen Trigeminus vollständig durchschnitten worden ist, selbst gegen grobe Eingriffe nicht mehr und nicht weniger empfänglich ist als diejenige eines völlig normalen Auges.[1] Anhaltende mechanische Reizungen, wie sie durch Einbringen kleiner Holzspähne zwischen die vernähten Lider gesetzt werden können, rufen in beiden Fällen gleichartige und gleichmäfsig verlaufende Entzündungen hervor, Abkratzen des Epithelüberzugs auf dem trigeminuslosen Auge bewirkt, sobald nur im übrigen für eine gute Bedeckung des verletzten Auges ge-

---

[1] SENFTLEBEN, *Arch. f. pathol. Anat.* 1875. Bd. LXV. p. 69; 1878. Bd. LXXII. p. 278. — RANVIER, *Leçons d'anatomie générale.* (Cornée.) Paris. 1881. p. 413. u. fg.

sorgt ist, trotz der darauf folgenden entzündlichen Reaktion nicht etwa einen bis zur Vernichtung der Hornhaut fortschreitenden Vereiterungsprozeſs, sondern endet wie am normalen Auge mit Ausfüllung des Defekts, und endlich kann man durch einen im ganzen Umfange des Cornealrandes geführten Zirkelschnitt sämtliche in das Cornealgewebe eindringenden peripheren Trigeminuszweige durchtrennen, ohne daſs es selbst nach Ablauf längerer Zeiträume zu entzündlichen Veränderungen in der gänzlich insensiblen Hornhaut kommt. Solchen Erfahrungen gegenüber lassen sich natürlich auch die trophischen Nerven MEISSNERS nicht behaupten, und es ergibt sich demnach im ganzen, daſs die beiden Vorstellungsformen, welche dem Begriff der trophischen Nerven überhaupt von seiten der Physiologie nacheinander erteilt wurden, mit Hilfe der letzteren auch wieder als unhaltbar erkannt worden sind. Es gibt also weder trophische Nerven mit der Aufgabe, den normalen Stoffwechsel der verschiedenen Gewebe des tierischen und menschlichen Körpers zu regulieren, noch solche, durch welche eine Rückführung des durch äuſsere Schädlichkeiten in Verwirrung gebrachten molekularen Gewebegefüges zur Norm stattfände.

Muſs nun aber auch der Fehlschlag aller bisherigen Versuche die Vorgänge der Ernährung von Nerven mit spezifisch trophischer Funktion abhängig zu machen, zugestanden werden, so ist damit doch immer noch nicht die Frage der trophischen Nerven überhaupt erledigt. Die Beschaffenheit und die Wirkungsweise der äuſseren Schädlichkeiten, welche den Entzündungsprozeſs in der Cornea des dem Trigeminuseinflusse entzogenen Auges bedingen, sind keineswegs so völlig klargelegt, daſs nicht noch manche Zweifel hinsichtlich derselben zu lösen wären. Bald werden die Stöſse und Quetschungen, welche das Versuchstier selbst unabsichtlich an seinem empfindungslosen Auge verübt, als die wesentlichen Ursachen der das letztere befallenden Ernährungsstörungen angegeben und in diesem Falle teils das einmalige Stattfinden eines gröberen Insults als notwendig vorausgesetzt, teils die häufige Wiederkehr auch geringfügigerer Schädlichkeiten für erforderlich erachtet, bald wird in dem zuerst von EBERTH[1] betonten Umstande, daſs der Epithelüberzug der Cornea bei gelungener Neurotomie in dem unbedeckt gelassenen Auge auſserordentlich leicht vertrocknet, während normale Augen, selbst bei künstlich offen gehaltener Lidspalte, einem gleichen Unfalle nicht ausgesetzt sind, die Entstehungsursache der fraglichen Hornhautentzündung vermutet. Und selbst zugegeben, daſs das eine oder das andre der hier angeführten Momente zur Erklärung der Vorgänge am Auge ausreichen dürfte, welche Schädlichkeiten wären als Grund für die jeder gelungenen Trigeminusdurchschneidung folgenden Vereiterung

[1] EBERTH, *Unters. a. d. pathol. Instit. zu Zürich.* II. Hft. Leipzig 1874. p. 21. — Vgl. auch FEUER, *Wiener Stzber.* Math.-natw. Cl. III. Abth. 1876. Bd. LXXIV. p. 63.

der Trommelhöhlenschleimhaut im inneren Ohre[1] anzunehmen, einer Membran, welche durch ihre verborgene allseitig gedeckte Lage weder Stöſsen noch Quetschungen noch irgend welchem Wasserverlust durch Verdunstung ausgesetzt ist?

Unter GRUENHAGENS Leitung[2] ist ferner ermittelt worden, daſs Reizung des Trigeminusstammes in seinem ganzen Verlauf, seiner zentralen Ursprünge im verlängerten Mark und in der *medulla spinalis*, sowie endlich seines Augenastes, Änderungen in der chemischen Zusammensetzung des *humor aqueus* im Auge hervorruft, durch welche derselbe infolge einer abnormen Ausscheidung der Fibringeneratoren sich in eine gerinnbare Flüssigkeit, wie Blut und Lymphe, verwandelt. Die Ursache dieses auffälligen Verhaltens könnte vielleicht in der Erregung vasodilatatorischer Trigeminusfasern gesucht werden, welche die Wandungen der arteriellen Gefäſse in Chorioidea und Iris erschlafften und dadurch zugleich geeignet machten ein Transsudat von andrer chemischer Beschaffenheit, als dem regelmäſsigen Zustande entspricht, zu liefern. Es lieſse sich jedoch auch denken, daſs hier eine Thätigkeit von Nervenfasern mit spezifischer Funktion zutage getreten wäre, welche kraft eines spezifischen alterierenden Einflusses auf die Wandungen der Blutgefäſse die Durchlässigkeit derselben für die geformten und ungeformten Fibrinbildner des Blutplasmas erhöhten und ihre anatomische Grundlage vielleicht in den bereits von mehreren Beobachtern[3] beschriebenen feinsten marklosen, die Blutkapillaren der Iris und der *processus ciliares* umspinnenden Nervenfädchen besäſsen. Wie dem nun auch sein möge, beide hier soeben skizzierten Erklärungswege zeigen, wie wenig Grund noch vorhanden ist, die trophischen Veränderungen, welche in bestimmten Geweben und Säften nach Einleitung irgend welcher, sei es durch reizende, sei es durch lähmende Eingriffe bedingter Störungen der Trigeminusinnervation hervorzutreten pflegen, auf trophische Nerven im eigentlichen Wortsinne zu beziehen, wie viele Möglichkeiten noch zu erwägen und wie viele Bedenken noch zu erledigen sind, ehe es gestattet wäre, die trophischen Nerven als eine besondere Klasse in die Reihe der übrigen wohl definierten Nervenarten einzufügen. Etwas Andres ist es, wenn man gewissen Nerven, welche, wie die motorischen und die Drüsennerven, bestimmte Funktionen von Körperorganen unter gleichzeitiger Modifikation ihres Stoffwechsels auslösen, oder den vasomotorischen Nerven, welche den ernährenden Blutstrom regulieren, deshalb auch trophische Leistungen zuerkennen und ihnen von diesem Gesichtspunkte aus den Namen trophischer Nerven beilegen will. Hiergegen lieſse sich natürlich prinzipiell nichts einwenden. Immerhin dürfte

---

[1] BERTHOLD, *Ztschr. f. Ohrenheilk.* 1881. Bd. X. p. 184.

[2] GRUENHAGEN u. JESNER, *Ctrbl. f. prakt. Augenheilk.* 1880. p. 181. — JESNER, PFLUEGERS *Arch.* 1880. Bd. XXIII. p. 14.

[3] ANDREAS MEYER, *Arch. f. mikrosk. Anat.* 1880. Bd. XIX. p. 324 (332). — BREMER, ebenda. 1882. Bd. XXI. p. 663. — GRUENHAGEN, ebenda. 1883. Bd. XXII. p. 369.

es jedoch empfehlenswert sein, solche Übertragungen vorderhand zu meiden, da sie allzu leicht Verwirrung anstiften und zu der Meinung verleiten könnten, als ob gewisse ältere Behauptungen SAMUELS, welche längst widerlegt worden sind[1], dennoch auf thatsächlichem Boden beruhten. Ohne auf die gegenwärtig doch nur ein historisches Interesse beanspruchenden Versuche dieses Autors näher einzugehen, mufs hier aber ausdrücklich hervorgehoben werden, dafs dieselben nicht einmal einer milden Kritik Stich zu halten vermögen. Die von SAMUEL aufgestellte Lehre, dafs es trophische Nerven gebe, deren Reizung Entzündung und Eiterung, deren Lähmung Atrophie verursachen solle, entbehrt jeder durch exakte Experimente gesicherten Grundlage. Die klinischen Fälle endlich, welche den Einflufs trophischer Nerven auf das Wachstum der Körpergewebe darthun sollen, warten freilich und bedürfen auch einer Erklärung. Aber man weifs noch viel zu wenig von den Bedingungen, unter welchen die Gewebsbildung erfolgt, um sich schon jetzt gestatten zu können, auffällige Wachstumsmodifikationen dieser oder jener Gewebsart sei es auf verminderte sei es auf gesteigerte Nerventhätigkeit zu beziehen. Die Dunkelheit, welche alle hier in Betracht kommenden Beobachtungen umhüllt, wird durch die Annahme, dafs dieselben auf Wirkungen trophischer Nervenkräfte beruhen, nach keiner Richtung hin aufgehellt, und die klinische Hypothese kann den zu verlangenden physiologischen Beweis niemals ersetzen.

Es erübrigt noch auf die anatomischen und histologischen Verhältnisse des Trigeminusursprungs einen orientierenden Blick zu werfen. Aus der deskriptiven Anatomie ist bekannt, dafs dieser Nerv analog den Spinalnerven mit zwei Wurzeln entspringt, welche beide an der Übergangsstelle der Kleinhirnschenkel in die Brücke aus letzterer hervortreten. Die kleinere vordere Wurzel, *portio minor n. trigemini*, enthält die motorischen, vielleicht allgemein die zentrifugalleitenden Fasern des Quintus, die gröfsere hintere, *portio major n. trigemini*, die sensibeln zentripetalleitenden. Die sensible Wurzel durchsetzt gerade so wie die hintere Wurzel sämtlicher Spinalnerven einen grofsen Nervenknoten, das *ganglion Gasseri* oder *semilunare*, welches den Spinalganglien des Rückenmarks analog nur unipolare Ganglienzellen führt. Ihre Fortsätze senken sich an dem Orte eines RANVIERschen Schnürrings (s. Bd. I. p. 511) in je eine der durchtretenden Nervenröhren ein, und verschmelzen daselbst mit den Achsencylindern der letzteren wie der vertikale Strich eines T mit dem horizontalen. Diese von RANVIER[2] entdeckte T-förmige Endigungsweise kommt wahrscheinlich allen unipolaren Ganglienzellen zu und raubt der Annahme, dafs im *ganglion Gasseri* selbst neue Nervenfasern entspringen, welche ununterbrochenen Verlaufs, sei es nach der Peripherie, sei es nach den Zentralorganen ziehen, jeden objektiven Boden (vgl. o. p. 127).

Was die cerebralen Beziehungen der Trigeminuswurzeln betrifft, so sind diejenigen der motorischen Wurzel am klarsten. Dieselbe endigt nahe dem unteren Eingang des *aquaeductus Sylvii* am Boden der Rautengrube in einem besonderen dicht unter dem lateralen Winkel des vierten Ventrikels gelegenen grauen Kerne. Die hintere Trigeminuswurzel zeigt dagegen ein komplizierteres

[1] Vgl. W. TOBIAS, *Arch. f. pathol. Anat.* 1862. Bd. XXIV. p. 579. — MEISSNER, HENLES u. MEISSNERS *Ber. üb. d. Fortschritte d. Anat. u. Physiol.* 1862. p. 418.
[2] RANVIER, *Cpt. rend.* 1875. T. LXXXI. 1274.

Verhalten. Man unterscheidet drei Abteilungen derselben, eine obere aufsteigende, eine mittlere und eine untere absteigende. Die erstere wurde von STILLING, welchem sich HENLE und STIEDA anschlossen, dem Trochlearis zugerechnet und als untere Abteilung der zentralen Bahn des *n. trochlearis* beschrieben (s. o. p. 119), durch MEYNERT[1] jedoch als Fortsetzung des Trigeminus erwiesen. Von der Eintrittsstelle des Quintus in die Brücke biegt sie sich fast unter einem rechten Winkel nach aufwärts und läſst sich immer schmäler und schmäler werdend dem *aquaeductus Sylvii* entlang bis zu dem vorderen Hügelpaar der *corpora quadrigemina* verfolgen. Ein langgestreckter Zug groſser Ganglienzellen von eigentümlich blasigem Aussehen, welcher nach rückwärts durch graue Massen mit der Hinterhornspitze des Rückenmarks (*caput columnae posterioris*) kontinuierlich zusammenhängt, begleitet sie auf ihrem ganzen Wege und bildet zugleich ihre zentrale Endstation. Der Kern der mittleren Wurzelabteilung liegt im Pons an derjenigen Stelle der Rautengrube, wo die Dreispaltung der *portio major* beginnt. Die untere Abteilung endlich steigt durch Pons und *medulla oblongata* in die *medulla spinalis* bis zur Höhe des zweiten Cervikalnerven hinab. Ihre feinen Fasern endigen in dem Grau des *caput columnae posterioris* der *medulla spinalis* und seiner unmittelbaren Fortsetzung in das verlängerte Mark und die Brücke. Über die Art und Weise freilich ihrer Verbindung mit den daselbst vorhandenen kleinen Ganglienzellen ist, wie überhaupt bei allen sensibeln Nerven, nichts Zuverlässiges bekannt. Nur bei den starken Fasern der oberen Wurzelabteilung hat HENLE sich direkt überzeugen können, daſs mindestens einige von ihnen unmittelbar als Achsencylinderfortsätze in die groſsen blasigen Zellen (am *locus coeruleus* der Rautengrube) des oberen Trigeminuskerns übergehen. MERKELS[2] anatomisch-physiologischer Beweis, daſs die obere durch die Gröſse ihrer Fasern und Ursprungszellen ausgezeichnete Trigeminuswurzel die sogenannten trophischen Elemente des Quintus enthalte und daher als trophische Nervenwurzel desselben zu bezeichnen sei, wurde durch ECKHARD[3] entscheidend widerlegt. Ebenso entbehrt auch die Annahme HUGUENINS[4], welcher dieser Wurzel vasomotorische Funktionen zuspricht, bis jetzt der notwendigen experimentellen Grundlage. Nach SCHROEDER VAN DER KOLK[5] geht die absteigende Abteilung der hinteren Trigeminuswurzel mit allen Nervenkernen des *sinus quartus*, ausgenommen denjenigen des *n. abducens*, und ferner auch mit den Oliven Verbindungen ein. Ob dieselben von SCHROEDER VAN DER KOLK wirklich gesehen worden sind, ja ob sie überhaupt auf dem gegenwärtigen Standpunkt unsrer histologischen Methodik mit der erforderlichen Sicherheit demonstriert werden könnten, scheint sehr fraglich. Daſs sie existieren müssen, lehrt das physiologische Experiment, welches den Trigeminus als einen Reflexnerven ersten Ranges kennzeichnet. Wie KRAUSE[6] angibt, unterliegen die sensibeln hinteren Wurzeln der beiden Quinti einer partiellen, die motorischen vorderen keiner Kreuzung.

Wir gelangen zum siebenten Gehirnnerven, dem *Nervus facialis*, dem Gesichtsnerven. Er enthält wahrscheinlich nur zentrifugalleitende Fasern, welche meist motorischer Natur sind, zu einem kleinen Teil sekretorische und gefäſsdilatierende Funktion besitzen. Zentripetalleitende sensible Elemente werden seinen Ursprungswurzeln auf Grund physiologischer Experimente und

---

[1] MEYNERT, *Ztschr. f. wiss. Zool.* 1867. Bd. XVII. p. 655.
[2] MERKEL, *Unters. a. d. anat. Inst. zu Rostock.* 1874. p. 1.
[3] ECKHARD, *Beitr. z. Anat. u. Physiol.* Gieſsen 1876. Bd. VII. p. 145.
[4] HUGUENIN, *Allgem. Pathol. d. Nervensyst.* Zürich 1873. p. 263.
[5] SCHROEDER VAN DER KOLK, *Bau u. Functionen d. medulla spinal. u. oblongata* etc. Aus dem Holländ. von THEILE. Braunschweig 1859. p. 187.
[6] W. KRAUSE, *Handb. d. menschl. Anat.* Bd. I. p. 428 u. 429.

pathologischer Beobachtungen von der Mehrzahl der Autoren abgesprochen; dafs den peripheren Ästen solche durch Anastomosen vom Quintus beigemengt werden, ist sicher, nach CL. BERNARD empfängt der Facialis aber auch schon während seines Verlaufs durch das Felsenbein vom Vagus her aus dem *ramus auricularis* des letzteren sensible Nervenröhren. Diese neu hinzutretenden Fasern verlaufen also von der Peripherie nach rückwärts zum Zentralorgan, dem Orte ihrer Herkunft, erreichen dasselbe jedoch nicht, sondern biegen schon vorher von der Facialisbahn ab, um dann aufs neue der Peripherie zuzustreben. Durchschneidet man daher den Stamm des Gesichtsnerven unterhalb des *foramen stylomastoideum*, so findet man nicht nur den zentralen, sondern auch den peripheren Stumpf desselben sensibel. Durchtrennt man hingegen denjenigen Ast des Trigeminus, welcher mit dem mittleren Zweig des Facialis anastomosiert, so verliert der peripherische Stumpf des letzteren seine Empfindlichkeit (CL. BERNARD). Sehr passend, weil zugleich den Grund der ganzen Erscheinung bezeichnend, spricht man deshalb dem Facialis eine „rückläufige Sensibilität" (*sensibilité récurrente*)[1] zu. Anatomisch findet dieselbe ihren adäquaten Ausdruck in der bereits früher (Bd. I. p. 520) erwähnten Eigentümlichkeit der Nervenfasern, sich ihrem Endziele kaum jemals direkt, sondern fast immer indirekt auf mannigfachen Umwegen innerhalb der peripheren Plexusbildungen zu nähern, beschränkt sich folglich auch nicht auf den Facialis allein, sondern kommt, wie ARLOING und TRIPIER[2] bewiesen haben, den verschiedenartigsten Nervenstämmen zu.

Wir wenden uns zur Betrachtung der speziellen Funktionen des Antlitznerven. Der Facialis ist, wie erwähnt, hauptsächlich Bewegungsnerv. Er versorgt mit seinen Fasern die eigentlichen Gesichtsmuskeln, ist daher der mimische Nerv und spielt eine Rolle bei der Sprache, so weit die Gesichtsmuskeln und Gaumenmuskeln bei der Bildung der Laute beteiligt sind. Sind beide Antlitznerven gelähmt, so gleicht das regungslose Gesicht vollständig einer Maske, nur die Augäpfel haben ihre Beweglichkeit erhalten; ist nur der Facialis einer Seite gelähmt, so sind die Züge dieser Seite starr und schlaff, das Gesicht nach der gesunden Seite zu verzogen. Da von ihm die Muskeln, welche die Nase bewegen, abhängen, so spielt er ferner eine Rolle bei der Respiration; diese Rolle ist wichtig, wo die Inspiration ausschliefslich durch die Nase geschieht, wie bei den Pferden. BERNARD sah ein Pferd schnell an Erstickung sterben, nachdem er ihm beide Faciales durch-

---

[1] MAGENDIE, *Leçons sur la fonct. et les maladies du syst. nerv.* Paris 1839. T. II. p. 343. — LONGET, *Anat. u. Physiol. d. Nervensyst.*, übers. von A. HEIN etc. Bd. I. p. 30. — CL. BERNARD, *Leçons sur la physiol. et la pathol. du système nerv.* etc. T. I. p. 25 u. fg. — SCHIFF, *Lehrb. d. Physiol.* Lahr 1858—59. p. 144.

[2] ARLOING et TRIPIER, *Arch. de physiol. norm. et pathol.* 1876. p. 11 u. 105.

schnitten hatte. Er ist der Bewegungsnerv des Orbicularmuskels der Augenlider. Trophische Störungen innerhalb der Gewebe des Bulbus bedingt seine Durchtrennung nicht; es treten nach seiner Zerstörung höchstens solche Veränderungen im Auge ein, welche durch die Unbeweglichkeit der Augenlider bedingt sind; nach BERNARD hat auch der Sympathicus motorischen Einfluſs auf den *musc. orbicularis.* Es versorgt der Facialis ferner die Muskeln der Ohren, und ist daher bei Tieren, wo die Bewegungen der Ohren für das Hören wichtig sind, von besonderer Bedeutung; durchschneidet man ihn bei Kaninchen, so sinkt das Ohr schlaff herab, doch hat auch der *ramus auricularis vagi* Einfluſs auf die Ohrenbewegungen. Auch einen Binnenmuskel des Ohres, den *m. stapedius*, versieht der Facialis mit Fasern. Er versorgt ferner einen Teil der beim Kauen und Schlucken beteiligten Muskeln, den Buccinator, den hinteren Bauch des Digastricus, den Stylohyoideus, Platysmamyoides und die Muskeln des weichen Gaumens. Es treten daher nach seiner doppelseitigen Lähmung oder Durchschneidung erhebliche Störungen im Kauen, Schlucken und Sprechen ein. Die gelähmten Lippen können die Speisen nicht mehr fassen, der gelähmte Buccinator sie nicht mehr unter die Zähne zum regelrechten Kauen schieben u. s. w. Auf den Mechanismus des Schluckens und den Zentralherd, von welchem aus er reguliert wird, kommen wir unten zurück. An dieser Stelle nur noch die Bemerkung, daſs die Bewegungen der Gesichtsmuskeln, wie sie auf Reizung des Facialisstammes auftreten, auch nach elektrischer Tetanisierung gewisser Groſshirnbezirke, beim Hunde des von OWEN sogenannten supersylvischen Gyrus, erhalten werden können (FRITSCH und HITZIG)[1]; und zwar zucken bei Erregung des rechtsseitigen Gyrus die Muskeln der linken Gesichtshälfte, bei Erregung des linksseitigen diejenigen der rechten. Hiermit ist denn also zunächst für den Hund physiologisch erwiesen, sowohl, daſs die Facialisenden der *medulla oblongata* (s. u.) mit Fasern in Verbindung stehen, welche von bestimmten Bezirken der Groſshirnhemisphären herabsteigen, als auch daſs dieselben von dort aus gekreuzte Innervationen empfangen. Wie die unmittelbare Beobachtung gelehrt hat, bestehen aber ganz ähnliche Verhältnisse auch bei andern Tierarten und, wie aus zahlreichen durch Sektionsbefunde erhärteten Krankengeschichten der Kliniker hervorgeht, auch beim Menschen.[2]

Die sekretorischen und die gefäſsdilatierenden Nervenröhren des Facialis verlaufen an der Peripherie des letzteren in der *chorda tympani*, welche sie ihrerseits, wie bereits hervorgehoben, an den *ramus lingualis* des Trigeminus abgibt. Nach CL. BERNARD wären

---

[1] FRITSCH u. HITZIG, *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1870, u. HITZIG, *Unters. üb. d. Gehirn.* Berlin 1874. p. 13.

[2] OBERSTEINER, *Wiener med. Jahrbb.* 1878. p. 273. — EXNER, *Unters. üb. d. Localisationen d. Functionen in der Groſshirnrinde des Menschen.* Wien 1881. p. 37.

sie am Facialisursprung in der kleinen hinteren Wurzel desselben, dem sogenannten *nervus intermedius Wrisbergi*, enthalten.[1] Dafs die Geschmacksnerven, welche die *chorda tympani* den vorderen Abschnitten des Zungenrandes zuführt, voraussichtlich dem *n. glossopharyngeus* und nicht dem Facialis selbst entstammen, ist bei Besprechung des Geschmackssinns wahrscheinlich gemacht worden (Bd. II. p. 203); dafs der letztgenannte Hirnnerv unstreitig die Quelle derjenigen Sekretionsfasern ist, welche nur durch Vermittelung des Facialis zum Trigeminusast der Parotis gelangen, haben wir bei der Erörterung der speziellen Trigeminusfunktionen (o. p. 124) nachgewiesen.

Der cerebrale Verlauf des Facialis ist anatomisch insofern klar, als über den Kern dieses Nerven gegenwärtig kein Zweifel mehr besteht.[2] Die starken Fasern des Gesichtsnerven dringen vor dem oberen Ende des Olivenstrangs der *medulla oblongata* in die Brücke ein und verlaufen in derselben nach hinterwärts zur Raphe der Rautengrube. Dort angelangt erleiden sie dicht vor der obersten *stria medullaris acustica* (s. u. p. 144) eine erste rechtwinkelige Knickung, nach welcher sie einen der Raphe parallelen Verlauf rückwärts gegen die *medulla spinalis* hin einschlagen. Lateralwärts von diesem Knie des Facialis, in der konkaven Höhlung desselben, liegt der früher besprochene Abducenskern, an dessen unterem Ende die Facialisfasern zum zweitenmal rechtwinkelig umbiegen, um schliefslich pinselförmig in die ihnen zugehörige seitlich und etwas unterhalb von dem Abducenskern befindliche Ganglienzellengruppe auszustrahlen. Über Kreuzungen der beiden Gesichtsnerven, ferner über Faserverbindungen ihrer Kerne untereinander und mit dem Grofshirn ist anatomisch nichts Sicheres ermittelt. Dafs Faserverbindungen dieser Art existieren müssen, lehrt indessen das physiologische Experiment (s. o.). Anatomisch sehr auffällig ist der *nervus intermedius Wrisbergi*, welcher dicht neben dem Facialis die Gehirnbasis verläfst und mit seinen Fasern teils aus dem Kerne des Facialis selbst, teils aus dem benachbart liegenden des Acusticus hervorgeht. Von einigen als eine Anastomose zwischen den beiden genannten Hirnnerven aufgefafst, womit freilich nur wenig gesagt ist, haben andre die Vermutung ausgesprochen, dafs er sich zum Facialis wie eine hintere Spinalwurzel zur vorderen verhalte, also die sensible Wurzel des rein motorischen Facialis darstelle; das *ganglion geniculatum*, von welchem die *nervi petrosi* abgehen, wurde dabei als Analogon des Spinalganglions angesehen. Mit Recht ist indessen von Cl. Bernard gegen diese Ansicht geltend gemacht worden, dafs der Facialis eigne sensible Nerven garnicht führe; die von Cl. Bernard selbst bevorzugte Annahme, dafs der *n. intermedius* als eine aus dem verlängerten Mark entspringende Wurzel des Sympathicus zu betrachten sei, bedarf indessen ebenfalls noch des Beweises.[3]

Es folgt der achte Gehirnnerv, der *Nervus acusticus*, dessen spezifische Funktionen schon bei der Erörterung des Gehörssinns ausführlich dargelegt worden sind. Trotzdem harren noch zwei Fragen unsrer Besprechung, von denen die eine über den zentralen Hirnursprung des Acusticus bisher noch gar nicht, die andre über die ihm zugeschriebene Beziehung zur Gleichgewichtshaltung unsers Körpers nur flüchtig (s. Bd. II. p. 274) berührt worden ist. Was nun zu-

---

[1] Cl. Bernard, *Leçons sur la physiol. et la pathol. du système nerv.* u. s. w. T. II. p. 144.

[2] Vgl. dieses Lehrb. o. p. 119.

[3] Vgl. Cl. Bernard, *Leçons sur la physiol. et la pathol.* etc. T. II. p. 112 u. 161.

nächst die erste Frage anbelangt, so herrscht über die örtliche Lage der Acusticusenden im Groſshirn dieselbe Ungewiſsheit, wie über diejenige der Opticusenden. Auch für den Acusticus ist das Vorhandensein einer scharf begrenzten Rindenpartie als Sammelstätte einer bestimmten Zahl mit spezifischer Sinnesenergie versehener Ganglienzellen so gut wie ausgeschlossen, obschon auch für ihn nicht in Abrede zu stellen sein dürfte, daſs mindestens ein Abschnitt des Groſshirns nachgewiesen worden ist, welcher durch die Innigkeit seiner Beziehungen zum psychischen Akte des Hörens allen übrigen voransteht. Denn der direkte Versuch an Hunden und Affen hat gelehrt, daſs doppelseitige Exstirpation der grauen Schläfenlappenrinde bald absolute Taubheit (FERRIER[1]) bald relative Taubheit, wobei nicht das Hörvermögen als solches, sondern nur das Verständnis des Gehörten aufgehoben ist (Rinden- oder Seelentaubheit. H. MUNK), bewirkt, und die klinische Beobachtung am Menschen hat ergeben, daſs Läsionen des nämlichen Hirnlappens mit einer eigentümlichen Form von Taubheit (Worttaubheit. WERNICKE) verknüpft sein können[2], bei welcher zwar Geräusche und Töne gut gehört, nicht aber das gesprochene Wort seiner Bedeutung nach verstanden wird. Ein weiteres Eingehen auf die funktionelle Verknüpfung von Groſshirn und Hörnerv verbietet sich bei der groſsen Unsicherheit des vorliegenden Untersuchungsmaterials von selbst. Die zweite Frage, deren wir vorhin gedachten, knüpft an die auſserordentlich merkwürdige Entdeckung von FLOURENS[3] an, nach welcher die Zerstörung gewisser vom Hörnerven versorgten peripherischen Bezirke des inneren Ohrs, und zwar der halbzirkelförmigen Kanäle, erhebliche Motilitätsstörungen hervorruft. Lange Zeit nur wenig beachtet, mitunter sogar in Zweifel gezogen, war es eine Arbeit von GOLTZ[4], welche von neuem die Aufmerksamkeit auf sie lenkte. Seitdem sind die Versuche von sehr verschiedenen Experimentatoren[5] wiederholt, aber auch sehr verschiedenen Deutungen unterzogen worden.

---

[1] FERRIER, *Die Functionen d. Gehirns*, übers. von OBERSTEINER. Braunschweig 1879. p. 187 u. 219. — H. MUNK, *Arch. f. Physiol.* 1878. p. 170 u. 171; *Über d. Functionen d. Groſshirnrinde*. Berlin 1881. p. 40. — LUCIANI e TAMBURINI, *Sui centri psico-sensori corticali*. Estratto dalla *Rivista sperimentale di freniatria e di medicina legale*. Reggio-Emilia 1879.

[2] KUSSMAUL, *Die Störungen d. Sprache*. Leipzig 1876. — WERNICKE, *Der aphasische Symptomencomplex*. Breslau 1874. — LUCIANI e SEPPILLI, *Le localizzazioni funzionali del cervello*. Napoli 1885. p. 220 u. fg.

[3] FLOURENS, *Recherches expérimentales sur les propriétés et les fonct. du système nerveux*. Paris 1842. 2 édit. p. 445.

[4] GOLTZ, PFLUEGERS *Arch.* 1870. Bd. III. p. 172.

[5] A. BOETTCHER, *Krit. Bemerk. u. neue Beitr. z. Litterat. d. Gehörlabyrinths*. Dorpat 1872; *Arch. f. Ohrenheilk.* 1874. Bd. IX. (N. F. Bd. III.) p. 1. — SCHKLAREWSKY, *Nachr. v. d. Kgl. Ges. d. Wiss. z. Göttingen*. 1872. No. 15. — E. CYON, PFLUEGERS *Arch.* 1874. Bd. VIII. p. 306; *Cpt. rend.* 1876. T. LXXXII. p. 856, 1877. T. LXXXV. p. 1284. — MACH, *Wiener Stzber.* Math. natw. Cl Abth. III. 1873. Bd. LXVIII. p. 124; *Grundlinien d. Lehre v. d. Bewegungsempf.* Leipzig 1875. — BREUER, *Sitz. d. k. k. Ges. d. Aerzte in Wien vom 14. Nov. 1873* (wieder abgedruckt in MACH, *Grundlinien* etc. p. 97); *Wiener med. Jahrbb.* 1874. p. 72. — BROWN, *Journal of Anat. and Physiol.* Vol. VIII (wieder abgedruckt bei MACH, *Grundlinien* etc. p. 100). — LOEWENBERG, *Arch. f. Augen- und Ohrenheilk.* 1873. Bd. III. 1. Abth. p. 1. — E. BERTHOLD, *Arch. f. Ohrenheilk.* 1874. Bd. IX. (N. F. Bd. III.) p. 77. — CURSCHMANN, *Deutsche Klinik.* 1874. No. 3. — TOMASZEWICZ, *Beiträge zur Physiol. des Ohrlabyrinths.* Dissert. Zürich. 1877. — Referat in HOFFMANNS u. SCHWALBES *Jahresber.* 1877. Abth. 2. p. 201. — SPAMER, PFLUEGERS *Arch.* 1880. Bd. XXI. p. 479, 1881. Bd. XXV. p. 177. — BAGINSKY, *Arch. f. Physiol.* 1881. p. 201.

Zum Studium der interessanten Erscheinung pflegen meist Tauben benutzt zu werden, weil die bei andern gröfseren Tierarten sehr schwierige Operation hier verhältnismäfsig leicht und ohne direkte Gefährdung des Lebens ausführbar ist. Die Mehrzahl der Beobachter läfst nach ein- oder beiderseitiger Durchschneidung eines oder mehrerer Bogengänge hauptsächlich drei Arten abnormer Körperbewegungen auftreten, erstens pendelförmige Schwankungen des Kopfes, verbunden mit ruckweise in der Ebene der Pendelbewegungen erfolgenden Oszillationsbewegungen der Bulbi (Nystagmus), zweitens sogenannte Reitbahn- oder Manègebewegungen, bei welchen die operierten Tauben einen aufserhalb ihres Körpers befindlichen Mittelpunkt in weiteren oder engeren Kreisen umschreiten, drittens eine andauernde tiefe Beugung des Kopfes, bei welcher der Scheitel die Erde berührt, der Schnabel hinterwärts gerichtet ist. Aufserdem findet sich nicht selten seit CZERMAK[1] betont, dafs die Tauben nach Durchschneidung der Bogengänge eine deutlich ausgesprochene Neigung zum Erbrechen verraten.

Ausdrücklicher Erwähnung bedarf jedoch der Umstand, dafs man bereits bei der Schilderung des rein Thatsächlichen einigen Differenzen unter den verschiedenen Autoren begegnet. So gibt BERTHOLD[2] an, nach Durchschneidung der Bogengänge niemals Reitbahnbewegungen wahrgenommen zu haben; nach BOETTCHER[3] entwickeln sich die Pendelbewegungen des Kopfes nur bei doppelseitiger, niemals bei einseitiger Verletzung der *canales semicirculares;* CYON und BERTHOLD[4] dagegen haben sie auch in letzterem Falle, allerdings aber weniger intensiv als in ersterem beobachtet.

In bezug auf die Richtung der Pendelbewegungen wäre hervorzuheben, dafs dieselbe von der anatomischen Lage des durchschnittenen Bogengangs abhängt; und zwar ist die Pendelbewegung eine in horizontaler Ebene nach links und rechts schwankende, wenn die horizontalen, eine vertikal auf- und abwärts verlaufende, wenn die vertikalen Bogengänge durchtrennt worden sind, eine aus beiden Bewegungsrichtungen kombinierte, wenn die Verletzung sowohl die horizontalen als auch die vertikalen Bogengänge betroffen hat. Diese abnormen Bewegungen haben in den ersten Augenblicken nach der Operation die gröfste Intensität, und können sich bis zu den heftigsten Rollbewegungen, bei welchen der Gesamtkörper der Tauben um seine Längsachse rotiert, steigern, wenn man die Tiere beunruhigt.

Die Frage, welche Beziehung die Bogengänge zu den beschriebenen motorischen Effekten haben, ist nicht leicht zu beantworten, wie schon aus den erheblichen Differenzen der darüber schwebenden Ansichten hervorgeht. Das zahlreichste Kontingent von Vertretern hat diejenige Partei aufzuweisen, welche die meisten jener nach Verletzung der Bogengänge eintretenden eigenartigen Bewegungsstörungen durch veränderte Erregungszustände der Ampullenendigung des Acusticus bedingt sein läfst, ein sehr kleines diejenige, welche

---

[1] CZERMAK, *Jenaische Ztschr. f. Med. u. Naturw.* 1867. Bd. III. p. 101.
[2] BERTHOLD, a. a. O. p. 83. — CYON, PFLUEGERs *Arch.* 1874. Bd. VIII. p. 313.
[3] BOETTCHER, a. a. O p. 51
[4] BERTHOLD, a. a. O. p. 81 u. 93.

der Verletzung der Bogengänge an und für sich jedweden Einfluſs auf die folgenden Reaktionserscheinungen abspricht und die letzteren allein aus einer direkten oder mit der Wundeiterung nachträglich sich einstellenden Läsion des dem Bogengangapparat dicht anliegenden Kleinhirns erklärt wissen will. Die Anhänger der ersten Partei weichen wiederum insofern sehr beträchtlich untereinander ab, als die einen von ihnen das Auftreten der Bewegungsstörungen auf den Fortfall von Erregungen zurückführen wollen, welche normalerweise durch den mit der Kopflage variierenden mechanischen Einfluſs des Labyrinthwassers auf die Nervenenden der Ampullen ausgelöst werden, die andern wiederum darauf, daſs durch den operativen Eingriff neue Reizungen der peripheren Endapparate gesetzt werden, welche durch Vermittelung von Hirnorganen die fraglichen Zwangsbewegungen hervorrufen. Nach GOLTZ wechselt mit jeder Stellungsänderung des Kopfes der Druck der Endolymphe auf die Ampullenenden des Acusticus, nach BREUER und MACH ist damit jedesmal eine Ortsbewegung der Endolymphe verknüpft. Die mechanischen Reizungen, welche hierdurch die Nervenenden der Cristae acusticae so oder so allerdings erfahren können, und welche je nach der Kopfhaltung in den verschiedenen Ampullen variieren müssen, lösen nach der Meinung aller drei Autoren im Zentralorgan spezifische Empfindungen aus, durch welche Tiere und Menschen instand gesetzt werden, eine richtige Vorstellung von der jeweiligen Lage ihres Kopfes zu gewinnen. Mit dem Ausfluſs der Endolymphe, wie ihn die Durchschneidung der Bogengänge notwendig mit sich bringt, ist dieser Anschauung gemäſs also das normale (adäquate) Reizmittel der Ampullennerven und somit auch die zu ihrer regelmäſsigen Funktionierung unentbehrliche Vorbedingung beseitigt. Das Ausbleiben der gewohnten Botschaften von der Peripherie macht die operierten Tiere unfähig, ihre Kopflage richtig abzuschätzen, und das hieraus resultierende Schwindelgefühl ist es, welches nach GOLTZ, MACH und BREUER zu den geschilderten Pendel-, Reitbahn- und Rollbewegungen die schlieſsliche Veranlassung gibt. GOLTZ erteilt somit dem in allen drei Raumdimensionen ausgespannten Koordinatensystem der Bogengänge die Bedeutung eines spezifischen Sinnesorgans für die Kopfhaltung und mittelbar für das Gleichgewicht des Gesamtkörpers.

Am nächsten verwandt mit der eben vorgetragenen Hypothese ist die von CYON ursprünglich[1] vertretene. Denn auch in ihr ist ein bestehendes Schwindelgefühl der operierten Tiere als die Quelle der beobachteten Gleichgewichtsstörungen angenommen, und nur darin unterscheidet sie sich von der GOLTZschen, daſs jenes Gefühl aus andern Ursachen, aus Gehörsempfindungen nämlich, hergeleitet wird, welche nach Eröffnung der Bogengänge von den unter abnorme

[1] CYON, PFLUEGERs *Arch.* 1874. Bd. VIII. p. 306.

Bedingungen gebrachten und deshalb heftig erregten Ampullennerven ausgelöst werden sollen. Mit der letzteren Annahme greift diese Hypothese CYONS offenbar auf eine ältere von GOLTZ bekämpfte Anschauung VULPIANS[1] zurück, nach welcher die sonderbaren Bewegungen der operierten Tiere reflektorisch durch starke Schallempfindungen hervorgerufen wären. Das neue Moment in ihr ist lediglich die Einführung des Schwindelgefühls, womit dem einen der von GOLTZ gemachten Einwürfe, daſs die Neigung der Tauben nach Zerstörung ihrer Bogengänge den Kopf selbst im Schlafe auf die geschilderte Art zu verdrehen, schwerlich für die Anwesenheit schreckerregender Schallempfindungen spreche, begegnet ist. Das zweite Bedenken, welches GOLTZ VULPIAN gegenüber geltend machte, ist allgemeinerer Natur und gegen die Vorstellung gerichtet, daſs die Durchschneidung der Bogengänge als ein mit nervösen Reizwirkungen verknüpfter Eingriff anzusehen sei. Die Andauer der Gleichgewichtsstörungen nach völliger Vernarbung der Operationswunde, insbesondere die Permanenz der verkehrten Kopfhaltung, scheint ihm direkt zu beweisen, daſs periphere Reize als die Ursache derselben nicht angesehen werden dürfen, und eben dieser Grund ist es auch, welchen GOLTZ seinem Vorgänger BROWN-SÉQUARD entgegenhält, der die fraglichen Zwangsbewegungen gleichfalls auf eine Erregung der Ampullennerven durch Zerrung der häutigen Bogengänge bei ihrer Durchschneidung zu beziehen geneigt war, auſserdem aber als der erste der Ansicht von FLOURENS beipflichtete, daſs die Empfindungen, welche reflektorisch die Bewegungen der operierten Tauben hervorriefen, keine Gehörsempfindungen, sondern von ganz andrer Natur seien, kurz daſs der Vestibularast des Acusticus sensible Nerven von spezifischer Leistung führe.

Man kann gegenwärtig wohl kaum zweifeln, daſs der zweite von GOLTZ gegen VULPIAN sowohl als auch gegen BROWN-SÉQUARD[2] erhobene Einwand keine unbedingte Anerkennung mehr zu beanspruchen hat. Denn nach den übereinstimmenden Angaben der verchiedensten Beobachter schwinden entgegen den Behauptungen von GOLTZ bei sorgfältiger Ausführung der Operation die gleich nach derselben hervortretenden Pendelbewegungen ganz oder fast ganz, während die von GOLTZ so sehr in den Vordergrund gestellte Kopfverdrehung sich nur dann entwickelt, wenn neben der Verletzung der Bogengänge auch eine solche des Kleinhirns entweder zur Zeit des Eingriffs selbst oder nachträglich durch die Wundreaktion stattgefunden hat.

Die nächste Aufgabe, deren Lösung uns obliegt, wäre nun eine Wahl zwischen den verschiedenen der Reihe nach entwickelten Hypo-

---

[1] VULPIAN, *Leçons sur la physiol. générale et comparée du système nerveux.* Paris 1866. p. [illegible].

[2] BROWN-SÉQUARD, *Course of lectures on the physiology and pathology of the central nervous system.* Philadelphia 1860. p. 194.

thesen zu treffen, was natürlich nur an der Hand neuer experimenteller Daten möglich ist. Glücklicherweise aber stehen uns solche in den Erfolgen zu Gebote, welche man durch Reizung, beziehungsweise durch gänzliche Ausschaltung, also Lähmung der Acustici, erzielt hat. In dieser Richtung ist festgestellt worden, daſs Zerrung und Ätzung der häutigen Kanäle sowohl als auch die niemals ohne heftige Erregung ablaufende Zerquetschung der Gehörsnervenstämme krampfhafte Aktionen in den mannigfachsten Muskelgebieten auszulösen vermag, vor allem aber auch dargethan, daſs totale Abtrennung beider Acustici von ihrem Gehirnursprunge keine bleibenden Gleichgewichtsstörungen verursacht. Damit ist denn der Hypothese von GOLTZ und überhaupt allen solchen Hypothesen, welche die oben besprochenen Effekte der Bogengangverletzung durch einen Ausfall normaler Reizungen des Ampullennerven erklären, jedweder Boden entzogen.

Tiere mit durchschnittenen Gehörnerven sind zugleich geeignet, um eine von MACH über die Entstehung des Schwindelgefühls gehegte Anschauung zu widerlegen. MACH lieſs Tauben auf einer Zentrifuge rotieren und fand, daſs dieselben nach ihrer plötzlichen Entfernung aus dem Apparate und von allen Fesseln befreit ganz die gleichen stürmischen Bewegungsphänomene darboten, welche man auch nach Zerstörung der Bogengänge wahrnehmen kann. Er schloſs daraus, daſs das Schwindelgefühl aus einer peripheren Reizung der Ampullennerven hervorginge, und zwar sollte die gegenläufige Rotationsbewegung, welche in der Endolymphe der plötzlich zur Ruhe gekommenen Tiere statthat, das Reizmoment enthalten, durch welches die Nervenhärchen der Ampullen auf mechanischem Wege in Schwingung versetzt und mittelbar die Thätigkeit des Ampullennerven selbst ausgelöst würde. Ersichtlicherweise muſs aber jede solche Vorstellung aufgegeben werden, seit CYON nachgewiesen hat, daſs auch Tiere mit vollständig durchschnittenen Gehörnerven die von MACH beobachteten Schwindelbewegungen darbieten. Die Schwindelgefühle in Rotation versetzter Tiere beruhen vielmehr auf einer abnormen Blutverteilung innerhalb des Schädels, welche letztere in extremen Fällen nach den interessanten Mitteilungen von SALATHÉ[1] sogar zum Tode des Versuchstiers führen kann. Kaninchen, welche auf einer in schneller Drehung befindlichen horizontalen Kreisscheibe derart befestigt waren, daſs der Kopf derselben dem Zentrum zugewandt war, starben nach Verlauf von 10—25 Minuten an hochgradiger Blutleere des Gehirns, Kaninchen, welche in umgekehrter Richtung fixiert worden waren, gingen dagegen innerhalb 45—55 Minuten an hochgradiger Blutüberfüllung des Gehirns zu Grunde. Beide Arten von Füllungszuständen der Hirngefäſse sind aber nach bekannten Erfahrungen des alltäglichen Lebens sehr gewöhnlich von Schwindelgefühlen begleitet.

Von den Hypothesen, welche die Gleichgewichtsstörungen nach Durchschneidung der *canales semicirculares* unserm Verständnis näher bringen sollten, bleiben dem gesagten zufolge nur noch diejenigen übrig, welche die fraglichen Erscheinungen auf unbeabsichtigte Verletzungen des Kleinhirns (SCHKLAREWSKY, BOETTCHER) oder auf Reizungen der Ampullennerven beziehen. Die ersteren kommen aber

---

[1] SALATHÉ, *Physiol. expérim. Travaux du laborat. de* M. MAREY. III. Année. Paris 1877. p. 265.

ebenfalls in Wegfall, weil nicht zweifelhaft sein kann, daſs mechanische Erregungen der Ampullennerven, zu welchen auch die fast immer mit Zerrung verknüpfte Durchtrennung der Bogengänge gehört, reflektorische Muskelkrämpfe bewirken, und von den letzteren kommt nur noch die von BROWN-SÉQUARD aufgestellte in Betracht, seit CYON die durch ihn modifizierte Hypothese VULPIANS selbst zurückgezogen hat. Auch kann unsers Erachtens angesichts der Thatsache, daſs die Pendelbewegungen des Kopfes bei Tauben[1], die oszillatorischen Zuckungen der Augen bei Kaninchen[2] jeder vorsichtig ausgeführten mechanischen Belästigung der häutigen Bogengänge mit gröſster Promptheit folgen, und daſs sich sogar der *sphincter pupillae* der Kaninchen, ein dem direkten Willenseinfluſs ganz entzogener Muskel, auf der der Reizung entsprechenden Kopfhälfte verkürzt[3], die Annahme einer direkten reflektorischen Beziehung der Ampullennerven zu jenen Bewegungen kaum mehr beanstandet werden. Eine Einmischung gefälschter Raumvorstellungen, welche mittelbar eine irregehende Muskelinnervation von seiten des Willens bedingen, glauben wir schon deshalb ausgeschlossen, weil die Bogengangverletzungen auch nach Entfernung des Groſshirns, der mutmaſslichen Bildungstätte der Vorstellungen überhaupt, die ihnen eigentümlichen Folgeerscheinungen hervorrufen.[4] Der gleiche Einwurf trifft endlich und widerlegt die jüngste Hypothese CYONS[5], nach welcher die Bogengänge ein peripheres Endorgan des Raumsinns darstellen sollen, dessen normale Erregung durch die bei jeder Kopfschwankung erzitternden Otolithen zentral ein ideales Raumbild produziere, dessen abnorme dagegen ein verzerrtes Raumbild schaffe und somit indirekt die Harmonie der Bewegungen störe.

Haben wir uns nun aber auch dafür ausgesprochen, daſs der Nervenendapparat der Bogengänge im erregten Zustande eigenartige Aktionen bestimmter Muskelgruppen verursacht, so ist hierdurch noch keineswegs entschieden, ob die Fasern des Vorhofsastes nur die Bedeutung von Reflexnerven besitzen und nicht gleichzeitig auch Gehörsempfindungen vermitteln. Denn daſs auch mit letzteren verbundene Erregungen des Acusticus die mannigfaltigsten Reflexbewegungen auslösen, ist bekannt genug. Schalleindrücke bedingen konstant, wie es scheint, Kontraktionen des Tensor tympani[6], und mit gutem Recht hat SCHROEDER VAN DER KOLK die bei Tieren regelmäſsig auf Gehörseindrücke erfolgende Stellungsänderung der Ohren als eine unwillkürliche Reflexbewegung bezeichnet. Endlich gehören offenbar hierher die allgemeinen Bewegungen des ganzen Körpers, das schreckhafte Zusammenfahren desselben, welches durch

---

[1] BREUER, s. bei MACH, *Grundlinien* etc. p. 98.
[2] CYON, *Cpt. rend.* 1876. T. LXXXII. p. 856.
[3] CYON, *Cpt. rend.* 1876. a. a. O.
[4] FLOURENS, a. a. O. — BERTHOLD, a. a. O.
[5] CYON, *Cpt. rend.* 1877. T. LXXXV. p. 1284.
[6] HENSEN, *Arch. f. Physiol.* 1878. p. 312. — Vgl. dieses Lehrb. Bd. II. p. 261.

unerwartete intensive Schallempfindungen hervorgerufen wird und den Körper nach SCHROEDER VAN DER KOLK gleichsam in Verteidigungszustand zu setzen bestimmt ist. Wir glauben es deshalb noch als zweifelhaft bezeichnen zu müssen, ob der *ramus vestibuli* des Gehörsnerven als ein spezifischer Reflexnerv, welcher keine Gehörsempfindungen zu vermitteln imstande ist, angesprochen werden dürfe oder nicht. Aber angenommen selbst, man hätte wirklich nachgewiesen, was bisher jedoch nicht geschehen, dafs im Vorhofsaste des Acusticus Nervenfasern enthalten wären, welche nichts mit der Vermittelung von Gehörseindrücken zu schaffen hätten, sondern eine spezifische Art von Reflexnerven im Sinne von FLOURENS, SCHROEDER VAN DER KOLK, BROWN-SÉQUARD u. a. repräsentierten, so dürfte hieraus noch keineswegs mit EXNER zu schliefsen sein, dafs nur der Schnecke die Funktion zukäme, Töne und Geräusche als solche zu perzipieren. Denn immerhin bliebe noch denkbar, dafs, wenn auch die otolithenfreien *cristae acusticae* der Ampullen keine eigentliche akustische Bedeutung besäfsen, eine solche den mit Otolithen versehenen und dadurch anatomisch ausgezeichneten *maculae acusticae* (vgl. Bd. II. p. 233) des *sacculus ellipticus* und *rotundus* zuerteilt wäre, oder umgekehrt, wenn wir CYONS Hypothese über die Rolle des Gehörsandes adoptieren wollten.

Aus den komplizierten Ursprungsverhältnissen des *n. acusticus* heben wir folgendes hervor.[1] Der Hörnerv entspringt dicht hinter dem Facialis mit zwei Wurzeln, einer hinteren aus feinen Nervenfasern gebildeten und einer vorderen gröbere Nervenfasern enthaltenden. Die hintere Wurzel des Acusticus spaltet sich gleich bei ihrem Eintritt in die Furche zwischen Strickkörpern und Olivensträngen in zwei Abteilungen, von denen die eine bogenförmig die äufsere Peripherie der Strickkörper umkreist und an der hinteren Fläche derselben bündelförmig gespalten in Gestalt der an Zahl individuell variierenden, mit blofsem Auge sichtbaren ***striae medullares*** das Bodengrau des *sinus quartus* quer durchzieht, die andre die Fasern des Strickkörpers in schräg nach hinten gerichtetem Verlaufe durchbohrt. Beide Abteilungen endigen dicht neben der Raphe an einer Gruppe multipolarer Zellen, welche meist der kleineren Art von Ganglienzellen angehören, jedoch mit einzelnen grofsen gemischt sind, dem medialen Kern der hinteren Acusticuswurzel, dem ***nucleus acusticus superior*** (HENLE). Das obere Ende desselben entspricht der obersten *stria medullaris*, liegt also ungefähr auf der Grenze des unteren und mittleren Dritteils der Rautengrube und nimmt daselbst fast die ganze Breite der letzteren ein, das untere reicht zum lateralen Rande der *ala cinerea* der Rautengrube (s. u. p. 148) herab. Ein zweiter nur aus kleinen Ganglienzellen zusammengesetzter Kern der hinteren Acusticuswurzel findet sich dicht an der Austrittsstelle derselben, den Strickkörpern vorne aufliegend, der laterale Kern der hinteren Acusticuswurzel, ***nucleus acusticus inferior***. Indem die *stria medullares* das Grau des *sinus quartus* transversal durchsetzen, durchbohrt ein Teil ihrer Nervenfasern die Raphe, um sich in den medialen Acusticuskern der Gegenseite zu versenken. Es besteht also eine partielle Kreuzung der hinteren Acusticuswurzel. Die vordere Acusticuswurzel zieht ähnlich wie die innere Abteilung der hinteren an der medialen Fläche der Strickkörper zur Rautengrube

---

[1] Vgl. W. KRAUSE, *Handb. d. menschl. Anat.* etc. Bd. I. p. 419, u. HENLE, *Handb. d. syst. Anat.* 2. Aufl. Braunschweig 1879. Bd. III. 2. Abth. p. 202 u. 236.

und strahlt dort in eine lateral vom oberen Acusticuskern (*nucl. acustic. super.*) gelegene Gruppe großer multipolarer Ganglienzellen aus. An ihrer Eintrittsstelle in die Brücke durchsetzt sie eine besondere Anhäufung von Ganglienzellen, welche ebenfalls multipolar sind, also nicht wie W. KRAUSE will, mit den stets unipolaren Ganglienzellen der Spinalganglien homologisiert werden können.

Physiologisch sehr beachtenswert ist die Angabe HENLES, dafs sich die vordere Acusticuswurzel zuweilen schon mit unbewaffnetem Auge in das *Crus cerebelli ad pontem* und wenigstens teilweise in das Mark des Kleinhirns verfolgen läfst. Es liegt sehr nahe, zwischen den Bewegungsstörungen, welche nach Verletzung des Cerebellum, und denen, welche nach Durchschneidung der Bogengänge eintreten, einen tieferen Zusammenhang zu vermuten.

Der nächste Gehirnnerv ist der neunte, der *Nervus glossopharyngeus*.

Die Frage nach der ursprünglichen Mischung des Zungenschlundkopfnerven aus funktionell verschiedenen Fasern bietet darum gröfsere Schwierigkeiten, weil er bekanntlich bald nach seinem Austritt neue Elemente von andersher empfängt, im *ganglion petrosum* mit dem Facialis und Vagus in Verbindung tritt. Man streitet erstens darüber, ob er von Anfang an motorische Fasern beigemengt enthält, oder solche später nur vom Facialis oder Accessorius überkommt. J. MUELLER suchte für diesen Nerven, wie für den Trigeminus, die Analogie mit den zweiwurzeligen Spinalnerven zu erweisen, indem er sich hauptsächlich auf die Sonderung der Wurzelfasern desselben in zwei Bündel, von denen das eine bald nach dem Austritt ein Ganglion durchsetzt, stützte. Die Ergebnisse der physiologischen Experimente waren widersprechend. HERBERT MAYO, DEBROU, VOLKMANN, HEIN, BIFFI und MORGANTI geben an, bei Reizung des Glossopharyngeus innerhalb der Schädelhöhle, also vor der Vermengung mit den Fasern andrer Nerven, Kontraktionen des Stylopharyngeus, Constrictor pharyngis und Glossopalatinus beobachtet zu haben, LONGET dagegen hat nicht allein MUELLERS anatomische Beweisführung als nicht stichhaltig darzustellen gesucht, sondern behauptet auf das bestimmteste, bei Wiederholung der oben erwähnten Reizversuche konstant negative Resultate erhalten zu haben.[1] Viele Beobachter wollen nach Durchschneidung des Glossopharyngeus das Schlingen erschwert gesehen haben, andre nicht oder nur unmerklich; jetzt, da wir wissen, und sogleich näher erläutern werden, dafs nach der erwähnten Operation die Speiseröhre in einen lange Zeit währenden tonischen Krampf verfällt[2], ist die fragliche Wirkung jener Nervendurchtrennung natürlich aufser allen Zweifel gestellt.

Zweitens streitet man über die spezielle Funktion der sensibeln Fasern des Glossopharyngeus, ob dieselben lediglich die

---

[1] HERBERT MAYO, *Journ. de physiol. expér.* 1823. T. III. p. 355. — DEBROU, *Thèse.* Paris Août 1841. — VOLKMANN, *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1840. p. 489. — HEIN, ebenda. 1844. p. 297. BIFFI u. MORGANTI, ebenda. 1847. p. 355. — LONGET. *Anat. u. Physiol. d. Nervensyst.* etc. Übers. v. HEIN. Leipzig 1847–49. Bd. II. p. 182 u. fg.

[2] KRONECKER u. MELTZER, *Monatsber. d. Königl. Akad. d. Wiss. zu Berlin.* 1881. p. 100.

Geschmacksempfindungen vermitteln, oder zum Teil auch Tastempfindungen und Gemeingefühle. Der einzige, welcher diese Frage durch mechanische Reizung der Austrittswurzeln des Glossopharyngeus zu entscheiden gesucht hat, ist VALENTIN.[1] Seinen Beobachtungen gemäſs lassen Kaninchen und Hunde in dem bezeichneten Falle keine oder doch nur unbedeutende Schmerzäuſserungen wahrnehmen. Über die Sensibilität des Glossopharyngeus unterhalb seiner Verbindungen mit dem Vagus und dem Plexus tympanicus hat eine ganze Anzahl von Forschern Untersuchungen angestellt, ohne jedoch zu einem einstimmigen Ergebnis zu gelangen. LONGET[2] sagt, das Kneipen des Nerven habe ihm Schmerz zu erregen geschienen, PANIZZA stellt jedes Schmerzzeichen in Abrede, BIFFI und MORGANTI[3] sprechen von einem sehr verschiedenen Grade der Empfindlichkeit des Schlundastes. Mit Ausnahme der VALENTINschen Angaben, welche einer erneuten Kontrolle bedürfen, lassen die positiven Befunde der übrigen Autoren ersichtlicherweise dem Zweifel Raum, ob die konstatierten geringen Schmerzenszeichen auf Rechnung des Glossopharyngeus selbst oder der ihm anderweitig durch seine Anastomosen mit Vagus und Trigeminus beigemengten Nervenfasern kommen. Vorderhand wird man also von einem endgültigen Urteil darüber absehen müssen, ob der neunte Gehirnnerv an seinem Ursprunge sensible Nervenfasern enthalte oder nicht. Dagegen darf vielleicht angenommen werden, daſs er auſser den eigentlichen Geschmacksfasern noch eine zweite Art zentripetalleitender Nervenfasern führt, deren periphere Erregung die Empfindung des Ekels und reflektorisch Würg- und Brechbewegungen auslöst.[4] Den Grund zu dieser Vermutung gibt ein VOLKMANNsches[5] Experiment, aus welchem hervorgeht, daſs die genannten Reflexe bei Berührung der Zungenwurzel, der hinteren Gaumenbögen und der Pharynxwand nur nach Durchschneidung des Glossopharyngeus-, nicht aber nach alleiniger Durchschneidung des hier möglicherweise auch beteiligten Trigeminusstammes ausbleiben. Sicher führen aber Stamm und Äste des Glossopharyngeus zentripetalleitende Fasern, deren Erregung auf reflektorischem Wege die doch wohl im antagonistischen Verhältnisse zur Würgbewegung stehenden Schlingbewegungen des Ösophagus hemmt, und aller Voraussicht nach ist es der Fortfall solcher von den peripheren Glossopharyngeusenden ununterbrochen ausgehenden, hemmend wirkenden Erregungsimpulse, aus welchem wir die oben von uns erwähnte, nach doppelseitiger Glossopharyngeusdurchschneidung sich entwickelnde Dauerkontraktion der Speiseröhre zu erklären haben.

---

[1] G. VALENTIN, *De functionibus nervorum cerebralium* etc. Bern 1839. p. 39 u. 40.
[2] LONGET, *Anat. u. Physiol. d. Nervensyst.* etc. Übers. v. HEIN etc. Bd. II. p. 185.
[3] PANIZZA, *Ricerche speriment. sopra i nervi* etc. Lettere del prof. PANIZZA al prof. BUFALINI. Pavia 1834. — BIFFI u. MORGANTI, *Sui nervi della lingua.* Milano 1846.
[4] ROMBERG. *Lehrb. d. Nervenkrankheiten d. Menschen.* 3. Aufl. Berlin 1857. p. 314.
[5] VOLKMANN, R. WAGNERS *Handwörtb.* Art. *Nervenphysiol.* Bd. II. p. 583.

Der entscheidende Versuch, welcher die reflektorische Hemmungsfunktion des Glossopharyngeus für die Bewegung der Speiseröhre aufser Zweifel setzt, rührt von KRONECKER und MELTZER[1] her und ist an Kaninchen angestellt worden. Die Schluckbewegung, deren Ablauf am freigelegten Ösophagus verfolgt werden sollte, wurde jedesmal durch kurzdauernde tetanisierende Reizung eines Vagusastes, des *laryngeus superior*, ausgelöst, und liefs deutlich die bekannte, schon früher von uns erwähnte Zusammensetzung aus zwei zeitlich aufeinanderfolgenden Abschnitten, einer schnellen Kontraktion der beiden vom Trigeminus innervierten Mylohyoidei und einer kurze Zeit danach eintretenden magenwärts fortschreitenden peristaltischen Zusammenziehung der Speiseröhre, erkennen. Wurden indessen unmittelbar nach Beendigung des ersten durch die Mylohyoidei vollführten Schluckaktes der Stamm oder auch Äste des Glossopharyngeus gereizt, so blieb der zweite Schluckakt regelmäfsig aus, der Ösophagus verharrte in Ruhe und verengte sich nicht. ∎

Über die Leistungen des Glossopharyngeus als Sinnesnerven ist beim Geschmackssinn ausführlich die Rede gewesen, ebenso haben wir bereits der Reflexwirkungen seiner Fasern auf die Absonderungsnerven der Speicheldrüsen (Bd. I. p. 150) und der seinem *ramus tympanicus* eigentümlichen sekretorischen Parotisfasern (oben p. 124) gedacht. Gänzlich dunkel ist noch die Bedeutung der zahlreichen Ganglien, welche dem Verlaufe des Glossopharyngeus eingeschaltet sind, sowohl des grofsen Felsenbeinknotens und der gangliösen Einlagerungen in den Paukenhöhlenästen des *ramus tympanicus*[2], als auch jener schon früher (Bd. II. p. 204) erwähnten mikroskopischen Ganglien an den Zungenästen. Die cerebrale psychische Endstation des Glossopharyngeus glaubt FERRIER in dem *gyrus uncinatus* des Schläfenlappens zusammen mit derjenigen des Olfactorius aufgefunden zu haben.

Schliefslich ist noch über die anatomischen Verhältnisse der zentralen Glossopharyngeusendigung Bericht zu erstatten. Wie die Mehrzahl der Gehirnnerven entspringt auch er auf nicht näher festgestellte Weise aus einem grauen Kern der Rautengrube. Und zwar liegt der seinige dicht oberhalb des *calamus scriptorius* an der Spitze des von dem Vaguskern eingenommenen Dreiecks, der *ala cinerea*. Die Stämme beider Glossopharyngei unterliegen nach den Angaben einiger Beobachter in der Raphe einer partiellen Kreuzung. SCHROEDER VAN DER KOLK will dagegen auch für diesen Nerven eine vollständige, aber freilich nur mittelbare Kreuzung konstatiert haben. Von beiden Kernen desselben sollen Fasern durch die Raphe zur andren Seite hinübertreten und dann als Longitudinalfasern hirnwärts emporsteigen.

Die Besprechung des nunmehr folgenden zehnten Gehirnnerven, des *Nervus vagus*, wird am besten gemeinschaftlich mit derjenigen des zwölften, des *Nervus accessorius*, vorgenommen. Unter allen Hirnnerven ist es der herumschweifende Nerv mit seinem Beinerven, welcher die kompliziertesten physiologischen Verhältnisse darbietet. Die Anatomie lehrt die grofse Verbreitung desselben in Organen der verschiedensten

---

[1] KRONECKER u. MELTZER, a. a. O.
[2] W. KRAUSE, *Ctrbl. f. d. med. Wiss.* 1878. p. 737.

Funktion, das physiologische Experiment lehrt, dafs die Durchschneidung oder Reizung seiner Fasern die mannigfaltigsten, zum Teil schwer zu deutenden Folgen hat.

Wegen des verhältnismäfsig grofsen Umfangs, welchen die Darstellung der physiologischen Leistungen des Vagus und Accessorius für sich beansprucht, halten wir es für zweckmäfsig, die Schilderung der hier wissenswerten anatomischen Ursprungsverhältnisse beider Nerven abweichend von dem bisher eingehaltenen Verfahren der physiologischen Betrachtung vorauszuschicken.

Die Fasern des Vagus sind zwischen den Oliven- und den strickförmigen Strängen der *medulla oblongata* hindurch bis in die *alae cinereae* verfolgt, wie man zwei kleine zu beiden Seiten der Raphe gelegene, durch ihre leicht gelbliche Färbung hervortretende, dreieckige Abschnitte der Rautengrube innerhalb des *calamus scriptorius* genannt hat. Dort läfst man die Primitivröhren des zehnten Gehirnnerven an einem aus kleinen Ganglienzellen hergestellten Kerne, dem Vaguskerne (*n v* Fig. 181), endigen, welcher nach oben unmittelbar an den Glossopharyngeuskern angrenzt, unterhalb sich unmittelbar in den aus gröfseren Ganglienzellen gebildeten Accessoriuskern fortsetzt, von der Raphe endlich durch den Kern des zwölften Gehirnnerven, den Hypoglossuskern (*n. hg* Fig. 181), geschieden wird. Von jedem Vagus tritt eine Anzahl Stammfasern durch die Raphe zum Kern der gegenüberliegenden Seite und bedingt also eine partielle Kreuzung beider Stämme. Ein ausgezeichnetes Merkmal des Vaguskerns bildet ein denselben lateralwärts begleitender cylindrischer Strang feinster markhaltiger Nervenröhren, das sogenannte Respirationsbündel (W. Krause) oder das solitäre Bündel (Schwalbe[1]), dessen oberer Anfang dem oberen Ende des Vaguskerns entspricht, und dessen untere Fortsetzung in die Seitenstränge des Rückenmarks bis zum Ursprungsgebiet des *n. phrenicus*, also bis zum vierten Cervikalnerven, ausstrahlt. Dasselbe birgt in seinem ganzen Verlauf zwischen seinen Fasern graue Substanz und ist besonders ausgezeichnet durch die zahlreichen Verbindungen, welche zwischen ihm und andern Nervenkernen der *med. oblongata* (Glossopharyngeus, Trigeminus) bestehen.[2] Schwalbe hält es für sicher konstatiert, dafs ein Teil der Vagusfasern aus diesem Bündel hervorgeht, letzteres mithin als eine im Halsmark entstehende aufsteigende Wurzel der Vagusgruppe anzusehen ist. Eine dritte Klasse von Fasern, welche Schroeder van der Kolk dem überall von ihm durchgeführten Schema gemäfs von den Vaguskernen entspringen und nach vollständiger Kreuzung in der Raphe hirnwärts steigen liefs, bedarf eines strengeren anatomischen Nachweises.

Über den Ursprung des Accessorius ist folgendes erforscht. Derselbe setzt sich bekanntlich aus einer grofsen Anzahl von Wurzeln zusammen, welche teils an der Seitenfläche des Rückenmarks bis zu dem 4., 5., manchmal sogar bis zum 7. Halswirbel herab, teils aus der *medulla oblongata* unterhalb der Wurzeln des Vagus hervortreten. Die letztgenannten Wurzeln schliefsen sich so eng und ohne scharfe Grenze an die Vaguswurzeln an, dafs einige Anatomen, wie zuerst Willis, sie wirklich zum Vagus gerechnet und nur die Fasern dem Accessorius zugeschrieben haben, welche aus der *medulla spinalis* entspringen. Die meisten jedoch folgen der Ansicht Scarpas und unterscheiden zwei Portionen des Accessorius, deren eine von der *medulla oblongata* stammt und den inneren Ast des Nerven bildet, welcher mit dem Vagus im Foramen zusammenfliefst, während die zweite von der *medulla spinalis* stammende Portion den äufseren Ast des Nerven bildet, welcher die aus der Anatomie bekannten Hals- und Rückenmuskeln versorgt. Es ist von anatomischer Seite schwer zu entscheiden, wo die Wurzeln des einen Nerven aufhören und die des andren anfangen, umsomehr, als sich auch der graue Kern, aus welchem die fraglichen Beinerven-

---

[1] Schwalbe, *Lehrb. d. Neurologie.* Erlangen 1883. p. 656.
[2] Gierke, *Ctrlbl. f. d. med. Wiss.* 1885. p. 593.

wurzeln der *medulla oblongata* entspringen, unmittelbar an den grauen Vaguskern anschliefst. Es nähert sich letzterer, je weiter man ihn nach abwärts verfolgt, desto mehr der Mittellinie und dem Boden des vierten Ventrikels, also der Gegend, wo jene Beinervenwurzeln, wie die Wurzeln aller andern motorischen Nerven, entspringen. Die aus den Seitensträngen des Rückenmarks nahe an der lateralen Grenze der Hinterstänge hervorkommenden Wurzeln des Beinerven sind rückwärts bis zu den grofsen Ganglienzellen der aus den grauen Vorderhörnern in die Seitenstränge hineinragenden *tractus intermediolaterales* (s. o. p. 7) verfolgt und finden daselbst auch jedenfalls ihr erstes vorläufiges Ende. Dies wäre das für unsre physiologischen Zwecke allein in Betracht kommende anatomische Material. Wegen der früher vielfach ventilierten Streitfrage, ob Accessorius und Vagus zueinander in dem Verhältnis einer vorderen zur hinteren Spinalwurzel ständen oder nicht, müssen wir auf das Studium der unten verzeichneten Schriften verweisen.[1]

Wir betrachten zunächst die Funktionen des Beinerven für sich, soweit dieselben als selbständige aufser Zweifel sind. Es ist derselbe ein rein motorischer Nerv. Die wenigen sensibeln Fasern, welche er nach den Angaben einiger Autoren an seinem Ursprunge führt, stammen nach Cl. Bernard aus den hinteren Wurzeln der drei ersten Cervikalnerven her, verlaufen in ihm zum Zentrum zurück und bedingen dadurch die sogenannte „rückläufige Sensibilität" der Accessoriuswurzeln. Die speziellen motorischen Beziehungen des Beinerven ergeben sich teils aus seinem anatomischen Verhalten, teils aus physiologischen Experimenten, den Erfolgen seiner Reizung oder Durchschneidung. Sein äufserer Ast, welcher aus den Rückenmarkswurzeln sich zusammensetzt, ist für den Sternocleidomastoideus und Cucullaris bestimmt, sein innerer aus der *medulla oblongata* stammender Ast für den Kehlkopf und Pharynx. Bischoff hat zuerst das äufserst mifsliche Experiment gewagt, bei lebenden Tieren den Rückenmarkskanal aufzubrechen und sämtliche Wurzeln des Beinerven auf beiden Seiten zu durchschneiden. Unter sieben Versuchen gelang ein einziger, indem die übrigen teils durch Verblutung der Tiere während der Operation (oder Lufteintritt in die Venen, wie Bernard bei Wiederholung der Versuche fand), teils insofern verunglückten, als einige Wurzelfäden sich bei der Sektion als unverletzt ergaben. In jenem einen gelungenen Fall konstatierte Bischoff vollständigen Verlust der Stimme. Bernard hat diese Angabe bestätigt und weitere Aufschlüsse gewonnen. Da es bei der genannten Operation nur unter den günstigsten Umständen gelingt, die Tiere einige Stunden am Leben zu erhalten, versuchte Bernard eine andre Methode; er suchte den Nerven aufserhalb des Schädels im *foramen jugulare* auf, fafste ihn und rifs sein zentrales Ende durch einen anhaltenden kräftigen Zug heraus; die Sektion ergab nach seiner Angabe, dafs bei diesem Verfahren

---

[1] Bischoff, *Comment. de nervi accessorii Willisii anat. et physiol.* Darmstadt 1832. — Bendz, *Tractat. de connexu inter nerv. vag. et accessor.* Hafniae 1836. — Longet, *Anat. u. Physiol. d. Nervensyst.*, übers. von Hein, Leipzig 1847—49. Bd. II. p. 220. — J. Mueller, Magendie, s. bei Cl. Bernard, *Leçons s. la physiol. et la pathol. du système nerv.* Paris 1858. T. II. p. 244. — Flechsig, *Die Leitungsbahnen im Gehirn u. Rückenmark.* Leipzig 1876. p. 302.

jedesmal alle Wurzeln des Beinerven zerreißen, ohne gleichzeitige Verletzung des Vagus. In zahlreichen Versuchen trat konstant nach der Ausreißung eines Beinerven Rauhigkeit der Stimme, nach Ausreißung beider vollständige Aphonie ein; die Versuche des Tieres, zu schreien, führten höchstens zu einer Art von rauhem, kurzem Röcheln. Durchschneidet man die beiden Vagusstämme oder ihre Larynxäste, so tritt ebenfalls Aphonie ein, lediglich aber deshalb, weil die Larynxfasern des Accessorius im *foramen jugulare* nachweislich zum Vagusstamme übertreten. Die Aphonie nach Lähmung beider Accessorii hat daher keinen andren Grund, als die Aphonie nach Durchtrennung beider Vagi. CL. BERNARDS gegenteilige Angabe halten wir durch SCHIFF und R. HEIDENHAIN[1] für widerlegt. Bestritten wird ferner auch die weitere Behauptung von CL. BERNARD, daß die unversehrten Accessorii einen förderlichen Einfluß auf die prompte Absperrung des Kehlkopfs gegen den Eintritt der Speisen ausübten. Nach SCHIFFS Mitteilungen läuft der betreffende Mechanismus auch nach Ausreißung beider Accessorii ohne jede Störung ab. Was von sicheren Thatsachen vorliegt, führt also hinsichtlich des Accessorius zu dem Schlusse, daß wir in ihm den alleinigen Vermittler der Kehlkopfsbewegungen zu erkennen haben. Da dieselben für die Stimmbildung von der höchsten Bedeutung sind und ferner eine allerdings mehr nebensächliche Rolle bei der Atmung spielen, so kann man den Accessorius auch als den eigentlichen Stimmnerven und zugleich als den Respirationsnerven des Larynx bezeichnen. Daß auch die im gemischten Vagusstamm enthaltenen Herznerven aus dem Accessorius, und zwar aus dem Teil, welcher dem verlängerten Mark entspringt, stammen, wie SCHIFF und HEIDENHAIN erwiesen haben, wird sogleich erörtert werden.

Einfluß des *nervus vagus* auf die Herzbewegungen.[2] Die Einwirkung des Vagus auf die Herzmuskeln besteht nach ED. WEBERS vielfach angegriffener, aber schließlich unerschütterlich festgestellter Theorie darin, daß er in seinem Erregungszustande die motorische Einwirkung, durch welche andre Nervenapparate die Herzmuskeln zur Kontraktion veranlassen, schwächt oder aufhebt. Diese Aktion des Vagus ist demnach der motorischen Nervenwirkung geradezu entgegengesetzt, eine

---

[1] M. SCHIFF, MOLESCHOTTS *Unters. z. Naturlehre.* 1865. Bd. X. p. 75. — R. HEIDENHAIN, *Stud. d. physiol. Instit. zu Breslau.* III. Heft. Leipzig 1865. p. 109.

[2] Eine umfassende Darstellung der älteren Litteratur s. in V. BEZOLDS unten citiertem Werk. Hier nur ein Teil der wesentlichsten Arbeiten seit ED. WEBER:
E. H. WEBER, *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1846. p. 483. — ED. WEBER, Art. *Muskelbeweg.* in R. WAGNERS *Handwörtb.* Bd. III. Abth. 2. p. 42. — J. BUDGE, *Arch. f. physiol. Heilk.* 1846. p. 319 u. 540, u. R. WAGNERS *Handwörtb.* Bd. III. Abth. 1. p. 410. — HOFFA u. LUDWIG, *Ztschr. f. rat. Med.* 1850. Bd. IX. p. 102. — VOLKMANN, *Die Haemodynamik nach Vers.* Leipzig 1850. — R. WAGNER, *Neurolog. Unters.* p. 100, 149 u. 215. — LUDWIG, *Lehrb. d. Physiol.* 2. Aufl. 1861. Bd. II. p. 93. — EINBRODT, *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1859. p. 439. — R. WAGNER, ebenda. 1860. p. 255. — V. BEZOLD, *Unters. üb. d. Innerv. d. Herzens.* Leipzig 1863. — GOLTZ, *Arch. f. pathol. Anat.* 1862. Bd. XXVI. p. 1. — J. BERNSTEIN, *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1864. p. 614.

bewegungaufhebende, **lähmende**, der Vagus nach dieser Theorie ein „**Hemmungsnerv.**" Die zentrifugalleitenden Hemmungsfasern des Halsvagus verlaufen ursprünglich im Accessorius. Denn wartet man nach Ausreifsung des letzteren aus dem *foramen jugulare* einige Tage, bis die von ihm dem Vagus innerhalb des genannten Schädellochs durch Anastomosierung zugeführten Nervenfasern in ihrem peripheren Verlauf degeneriert und somit völlig unerregbar geworden sind, so ist durch Reizung des Vagusstammes auf der Operationsseite durchaus keine Änderung in der Frequenz der Herzschläge, geschweige denn Herzstillstand zu erzielen.[1] Um diese spezifische Wirkung des Vagus auf das Herz erläutern zu können, ist es unerläfslich, auf den Herzmechanismus selbst näher einzugehen. Während wir aber früher nur die hämodynamischen Effekte der rhythmisch arbeitenden Herzpumpe in Betracht gezogen haben, müssen wir jetzt nach den Quellen und Regulatoren ihrer Thätigkeit, nach der Beschaffenheit und Wirksamkeit des Nervenapparats, welcher letztere mit allen ihren Eigentümlichkeiten zustande bringt, fragen. Allerdings müssen wir dabei in dieses und jenes andre Gebiet vor- und zurückgreifen, und halten es auch für angemessen, bei dieser Gelegenheit die allgemeine Physiologie der ganzen Klasse von Hemmungsnerven, von welcher der Vagus nur ein Repräsentant ist, in unsre Betrachtungen hereinzuziehen.

Wir beginnen mit einer Darstellung der Hauptthatsachen, auf deren Deutung die Lehre von der physiologischen Beziehung des Vagus zum Herzen zu begründen ist, müssen jedoch auf eine vollständige, besonders historische Erschöpfung des ungeheuren Materials verzichten. Die erste und wichtigste Grundlage verdanken wir Ed. Webers trefflichen Untersuchungen. Derselbe fand zunächst, dafs Einwirkung der Ströme des magneto-elektrischen Rotationsapparats auf die *medulla oblongata* das Herz nach wenigen Pulsationen zum **völligen Stillstand** bringt, dafs dieser Stillstand fortdauert, bis durch die anhaltende Tetanisierung eine Erschöpfung oder Vernichtung der Erregbarkeit der sogleich zu erörternden Nervenbahnen herbeigeführt ist, worauf das Herz trotz der Fortdauer der Reizung allmählich wieder zu pulsieren beginnt, bis seine Schläge wieder den normalen Rhythmus erreicht haben. Weiter stellte Weber fest, dafs dasjenige Gebiet des Gehirns, dessen elektrische Erregung den hemmenden Einflufs auf die Herzbewegung ausübt, die *medulla oblongata* von den hinteren Enden der Vierhügel bis zum Ende des *calamus scriptorius* umfafst. Die wichtigste Entdeckung indessen war die, dafs die *nervi vagi* die Bahnen bilden, durch welche die gereizte *medulla oblongata* den hemmenden Einflufs zum Herzen leitet. Legte Weber beide Vagi am Halse des Frosches blofs, durchschnitt

---

[1] M. Schiff, *Lehrb. d. Physiol.* Lahr 1859. p. 420. — R. Heidenhain, *Stud. d. physio Instit. zu Breslau.* III. Heft. Leipzig 1865. p. 109.

sie und galvanisierte ihre peripherischen Enden, so stand das Herz nach wenigen Schlägen in Diastole, also mit erschlafften Muskelfasern, still. Weber fand die Galvanisierung nur eines Vagus wirkungslos, spätere Beobachter haben jedoch erwiesen, dafs es leicht gelingt, auch durch Reizung eines Vagus die Herzschläge beträchtlich zu verlangsamen und völligen Stillstand zu erzielen. Als schliefslich die Fruchtbarkeit der auf andern Forschungsgebieten erprobten graphischen Methode eine Übertragung derselben auf das Studium der Herzbewegung herbeigeführt hatte, gelangte auch die Natur der vom Vagus bewirkten Hemmung zu einem schärferen Ausdruck. Man fand, dafs nicht nur die Zahl der Herzschläge, sondern auch die Kraft[1] derselben durch den erregten Vagus verringert würde, und dafs in einzelnen Fällen sogar der Herzstillstand nicht durch eine zunehmende Vergröfserung der Pausen zwischen den einzelnen Pulsationen, sondern bei gleichbleibender Frequenz derselben durch eine bis zur gänzlichen Unterdrückung fortschreitende Verkleinerung der Kontraktionsgröfse zustande kommen könne.[2] Welchen herabsetzenden Einflufs diese nach doppelter Richtung hervortretende Schwächung des Herzschlags auf die Höhe des Blutdrucks im Aortensystem ausüben mufs, ergibt sich aus unsrer früheren Darlegung (s. Bd. I. p. 122) der Kreislaufsverhältnisse von selbst und ist experimentell leicht zu bestimmen.

Weber dehnte seine zunächst nur am Frosche angestellten Untersuchungen bald auf Katzen, Hunde, Kaninchen, Vögel und Fische aus, erzielte überall die gleichen positiven Ergebnisse und beseitigte mit entscheidenden Gründen den naheliegenden Verdacht, dafs die Hemmung der Herzthätigkeit beim Galvanisieren der Vagi eine Folge der Fortleitung der erregenden Ströme zum Herzen selbst oder zum Sympathicus sei. Zu diesem Beweis, dafs die Hemmung der Herzthätigkeit unzweifelhaft Folge der Erregung der Vagi ist, sind später noch eine Reihe untrüglicher Stützen geliefert worden, welche wir hier gleich anführen wollen. Es ist nachgewiesen worden, dafs auch nichtelektrische Reizung der Vagi, z. B. chemische, durch Eintauchen ihrer peripherischen Enden nach der Durchschneidung in Kochsalzlösung oder mechanisches Tetanisieren derselben (mit Heidenhains Tetanomotor), die gleiche Wirkung auf das Herz hat; es ist ferner dargethan worden, dafs nach Umschnürung der Vagi mit festen Ligaturen oder Durchschneidung derselben die elektrische Reizung des verlängerten Marks oder der Vagi oberhalb der Ligatur das Herz nicht mehr zum Stillstand bringt (Stannius). Czermak[3] hat an sich selbst die Verlangsamung der Herzthätigkeit durch mechanische Reizung der Vagi demonstriert, indem er Seltenerwerden der vom Sphygmographen gezeichneten Pulskurven der Radialis, insbesondre die Verlängerung ihrer diastolischen Pulsabschnitte, auf Kompression der über den Vagis gelegenen Weichteile des Halses beobachtete. Auch der konstante elektrische Strom übt unter gewissen Umständen einen deutlich erkennbaren Einflufs auf die Herzthätigkeit aus, wenn man ihn dem Halsvagus

---

[1] Donders, Pfluegers *Arch.* 1868. Bd. I. p. 331. — Coats, *Arb. a. d. physiol. Anstalt zu Leipzig.* 1869. p. 205. — Nuel, Pfluegers *Arch.* 1874. Bd. IX. p. 83.

[2] Gaskell, *Philosophical Transact.* 1882. Part. III. p. 993 (1009), u. *Transact. of the Internat. Med. Congress.* London 1881. Vol. I. p. 257. — Heidenhain, Pfluegers *Arch.* 1882. Bd. XXVII. p. 383 (388).

[3] Czermak, *Jenaische Ztschr. f. Med. u. Naturw.* 1865. Bd. II. p. 334. Ähnliche Beobachtungen teilt auch mit v. Thanhoffer. *Ctrbl. f. die med. Wiss.* 1875. p. 403.

in genügender Intensität zuführt. Nach tadellosen Versuchsmethoden hat v. Bezold, Moleschott gegenüber, in dieser Beziehung festgestellt, daſs Schlieſsung absteigend gerichteter Ströme ausnahmslos eine deutliche Verminderung der Schlagzahl des Herzens verursacht, daſs Öffnung derselben gar keine Wirkung hat, wenn die Stromintensität entweder sehr gering oder sehr groſs ist, dagegen ebenfalls Verlangsamung der Pulsfrequenz obschon geringeren Grades bedingt, wenn die Stromintensität einen mittleren Wert besitzt. Schwache aufsteigende Ströme verlangsamen nach v. Bezold bei der Schlieſsung die Herzbewegung, starke sind ohne Einfluſs; bei Öffnung aufsteigender Ströme der verschiedensten Intensitäten zeigt sich Verminderung der Herzschläge. Alle diese Thatsachen stehen in vollkommenem Einklange mit den Gesetzen, welchen die Erregung der motorischen Nerven (Bd. I. p. 590) durch den konstanten Strom unterliegt, und auf welche wir hier zurückverweisen dürfen. In jeder möglichen Art ist also der Beweis geliefert, daſs der spezifische Effekt der Vagusreizung einer Hemmung der Herzbewegung äquivalent ist. Die widersprechenden Angaben von Schiff und Moleschott nebst Schülern[1], welche längere Zeit den Satz verteidigt haben, daſs Verlangsamung und Sistierung der Herzthätigkeit nur bei Überreizung der Halsvagi zustande komme, daſs bei schwacher Reizung derselben im Gegenteil eine Beschleunigung der Herzthätigkeit hervortrete, bedürfen gegenwärtig einer besonderen Widerlegung nicht mehr. Die Diskussion dieses Streitpunktes hat zu gunsten der Weberschen Lehre entschieden[2] und besitzt zur Zeit nur noch ein historisches Interesse.

Ein zweites Gebiet von Thatsachen, auf welchem wir Aufschlüsse über die physiologische Beziehung des Vagus zum Herzen zu suchen haben, umfaſst die Folgen der Vagusdurchschneidung. Sobald man bei einem Säugetiere diese Operation ausführt, tritt eine bleibende Vermehrung der Herzschläge mit gleichzeitiger Erhöhung des Blutdrucks in dem arteriellen Gefäſssystem ein. Das Wachsen des arteriellen Blutdrucks beweist, daſs die Vermehrung der Herzschläge nicht etwa durch eine verminderte Ergiebigkeit der einzelnen Kontraktionen kompensiert wird, sondern daſs auch die Herzarbeit nach der Durchschneidung der Vagi eine unzweifelhafte Zunahme erfährt. Die ersten Schläge nach der Neurotomie sind zuweilen langsamer als die vorhergehenden, eine Wirkung der mechanischen Reizung der Nerven beim Schnitt. Vermehrung der Pulsfrequenz und Erhöhung des Blutdrucks treten beide mit gleicher Intensität hervor, wenn man statt der Durchschneidung beider Halsvagi die Ausreiſsung beider Accessorii aus der Schädelhöhle vollführt. Die nachträgliche Durchtrennung der Vagi am Halse steigert den vorhandenen Effekt nicht weiter, auch dann nicht, wenn man dieselbe mehrere Tage nach der Entfernung der Accessorii vornimmt.

---

[1] Schiff, *Arch. f. physiol. Heilk.* 1849. Bd. VIII. p. 166, 1850. Bd, IX. p. 22 u. 220; *Lehrb d. Physiol.* Lahr 1859. p. 182, 187 u. 417. — Moleschotts *Unters. z. Naturlehre.* 1859. Bd. VI. p. 201. — Moleschott, *Wien. med. Wochenschr.* XI. Jahrg. 1861. No. 21; *Unters. z. Naturlehre.* 1860. Bd. VII. p. 401; Moleschott u. Hufschmid, ebenda. 1861. Bd. VIII. p. 52 u. 572; Moleschott u. Petrani, ebenda. 1862. Bd. IX. p. 72; Moleschott, ebenda. 1861. Bd. VIII. p. 601.

[2] Vgl. namentlich E. Pflueger, *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1859. p. 13; *Unters. a. d. physiol. Laborat. zu Bonn.* Berlin 1865. p. 1. — v. Bezold, *Arch. f. pathol. Anat.* 1858. Bd. XIV. p. 282; *Unters. über d. Innerv. d. Herzens.* Leipzig 1863. — O. Funke, die 4. Aufl. dieses Lehrb. 1866. p. 650 u. fg. — Donders, Pfluegers *Arch.* 1868. Bd. I. p. 357.

SCHIFFS entgegengesetzte Angabe beruht demnach auf einem Irrtume, wie HEIDENHAIN zuerst nachgewiesen hat. Es liegt folglich nicht der geringste Grund zu der Annahme vor, daſs diejenigen Fasern des Vagus, deren Erregung den Herzstillstand bedingt, andre seien als diejenigen, deren Lähmung das prinzipielle Gegenteil, Vermehrung der Pulsfrequenz, verursacht.

Die beschriebenen Erfolge der Vagusdurchschneidung treten am klarsten bei solchen Säugetieren zutage, deren Puls nicht schon normalerweise eine sehr beträchtliche Frequenz zeigt, sehr deutlich z. B. bei Hunden, welche ungefähr 70—80 Pulsschläge in der Minute, weniger auffällig bei Kaninchen, welche im mittel 240—250 Pulsschläge in der Minute haben. Frösche lassen die Beschleunigung der Herzthätigkeit nach Durchschneidung der Vagi nicht konstant wahrnehmen, SCHIFFS Behauptung, daſs eine solche bei diesen Tieren niemals vorkomme, wird von FUNKE[1] auf das bestimmteste widersprochen. Vollständige Wirkungslosigkeit der Vagusdurchschneidung ist ferner auch für gewisse Schidkrötenarten behauptet worden.[2]

Soweit die Thatsachen, in welchen die Hemmungsfunktion der Vagi ihren klarsten Ausdruck erhält. Ihre nächstliegende Deutung kann keine andre als die von ED. WEBER gegebene sein, nach welcher also die in den Herzfasern des Vagus erzeugte Erregung bei ihrer Ankunft im Herzen auf irgendwelche Weise das Zustandekommen der durch andre Nervenapparate vermittelten rhythmischen Innervation der Herzmuskeln erschwert oder gänzlich verhindert. Mit dieser jetzt allgemein und mit Recht adoptierten Lehre sind sämtliche von uns aufgeführte Folgeerscheinungen der Vagusreizung und Vagusdurchschneidung ohne Zwang in den befriedigendsten Einklang zu bringen. Die verminderte Herzaktion während der Vagusreizung bedingt notwendig ein Sinken des arteriellen Blutdrucks, wie aus den früher gegebenen Erörterungen über dessen Entstehung von selbst erhellt. Zur Veranschaulichung des ganzen Vorgangs mag die beigefügte kymographische Kurve (Fig. 183) von

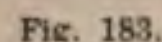


Fig. 183.



einem Kaninchen dienen, in welcher das Verhalten der Blutspannung und der Pulsfrequenz vor (zwischen *a* und *b* der Kurve), während (zwischen *b* und *c* der Kurve) und nach (zwischen *c* und *d* der Kurve) einer untermaximalen Reizung der Vagusursprünge durch Kohlensäureintoxikation verzeichnet ist. Es fällt ferner nicht schwer

[1] O. FUNKE, dieses Lehrb. 4. Aufl. 1866. p. 647.

[2] FASCE LUIGI e ABBATE VINCENZO, *Ricerche sperimentali sui nervi del cuore nelle tartarughe marine (Chelonia caouanna). Giornale de scienze naturali ed economiche Palermo.* 1867. III. *p.* 161; *Bericht über d. Fortschr. d. Anat. u. Physiol.* von HENLE u. MEISSNER. 1867. p. 547.

aus der WEBERschen Theorie die geschilderten Wirkungen der Vagusdurchschneidung zu erklären, wenn man annimmt, daſs bei denjenigen Tieren, wo sie auftreten, im Normalzustand vom verlängerten Mark aus eine beständige schwache tonische Erregung der Herzfasern des Vagus unterhalten wird, welche das Herz langsamer zu schlagen zwingt. Fällt die Zuleitung dieser tonischen Erregung zum Herzen mit der Durchschneidung ihrer Bahn weg, so tritt die natürliche schnellere Schlagfolge des unbeeinfluſsten Herzens und mit derselben die erwähnte Zunahme des Blutdrucks ein. Die aus verschiedenen Ursachen möglichen verschiedenen Grade dieses Tonus machen es erklärlich, daſs die Pulsbeschleunigung nach der Vagussektion bald erheblicher bald geringer ausfällt; ihr häufiges Ausbleiben bei Fröschen würde einen Mangel des Tonus bei diesen Tieren beweisen.

Eine zweite Hypothese, welche von SCHIFF und MOLESCHOTT[1] einstmals auf das lebhafteste verteidigt worden ist, hat den Vagus im Gegensatz zu der oben entwickelten als den eigentlichen Bewegungsnerven des Herzens darzustellen versucht. Der Herzstillstand nach Vagusreizung sollte durch Überreizung der überaus leicht ermüdbaren Vagusfasern zu erklären sein, also auf Vaguslähmung beruhen. Dank den Bemühungen v. BEZOLDS und PFLUEGERS[2] ist dieser Anschauung aber für immer jeder Boden entzogen worden, und nirgend trifft man noch Anhänger derselben. Aufgegebene Hypothesen immer von neuem zu erörtern kann aber unmöglich dem Zwecke eines Lehrbuchs entsprechen; wir erachten uns somit für entbunden ausführlich darzulegen, wie die meisten von SCHIFF und MOLESCHOTT zur Unterstützung ihrer Auffassung beigebrachten Thatsachen auf Irrtum beruhen, und welch ein unzulässiger Zwang dem vorliegenden sichergestellten Erfahrungsmaterial angethan werden müſste, um dasselbe mit der Annahme einer rein motorischen Natur der Vagusfasern zu vereinbaren.

Obgleich nun zwar kein Zweifel darüber besteht, daſs die WEBERsche Hemmungstheorie allen uns bekannten funktionellen Beziehungen zwischen Vagus und Herz am besten Rechnung trägt, so ist mit dieser Erkenntnis noch keineswegs viel gewonnen. Der schwierigste Punkt des ganzen Problems, in welcher Weise die erregten Vagusfasern den ihnen eigentümlichen hemmenden Einfluſs ausüben, bleibt noch zu erläutern, und ist, wie wir von vornherein einräumen müssen, von einer völligen Klärung noch weit entfernt. Wir können nur im allgemeinen mit höchster Wahrscheinlichkeit die Apparate bezeichnen, auf welche der erregte Vagus zunächst wirkt, durch welche er mittelbar die Muskelkontraktion hemmt. Es darf als ausgemacht betrachtet werden, daſs der Vagus zu dem Herzmuskel in einer wesentlich andren anatomischen Beziehung steht, als irgend ein motorischer Nerv zu seinem Muskel. Denn so wenig wir auch über die Natur des Vorgangs unterrichtet sind,

---

[1] Litteratur vgl. o. p. 153.
[2] Litteratur vgl. o. p. 153.

durch welchen die Muskelnerven ihre Thätigkeit auf die kontraktile Substanz übertragen und eine Verkürzung derselben bewirken, soviel ist jedenfalls klar, daſs der bewegungauslösende Nerv wegen seiner abweichenden Leistung andrer peripherer Endvorrichtungen bedarf als der bewegunghemmende.

Um die Rolle, welche der Vagus im Herzen spielt, erörtern zu können, müssen wir etwas näher auf die Natur und Quellen der rhythmischen Thätigkeit dieses Organs, insbesondre auf die funktionellen Beziehungen seiner Nerven zu seinen Bewegungen eingehen. Die Geschichte dieses Kapitels reicht bis in die älteste Zeit zurück, und manche Ansicht, welche in letzter Zeit als neu aufgetaucht ist, findet sich schon vor langer Zeit angedeutet und teilweise sogar mit den gleichen Gründen verfochten. Hauptsächlich hat sich von jeher die Diskussion darum gedreht, ob das Herz den Impuls zu seiner Thätigkeit von auſsen her gleich andern Muskeln zugeleitet erhalte, oder ob es die Quellen seiner Erregung in sich selbst trage, ob im ersteren Fall der Vagus die Bahn des motorischen Anstoſses von dem verlängerten Mark darstelle, ob im zweiten Fall irgend welche im Herzen selbst eingebettete Nervenapparate durch ihre irgendwie („automatisch" oder reflektorisch) erzeugte Erregung die Muskelkontraktion auslösen, oder ob der Herzmuskel ohne Beihilfe von Nerven direkte Reizungen seiner Substanz durch die periodischen Verkürzungen beantworte. Die erste Alternative ist seit lange durch zahlreiche Thatsachen zu gunsten **innerer selbständiger Thätigkeitsquellen des Herzens** entschieden; das **anhaltende Fortschlagen desselben nach Durchschneidung der Vagi und Sympathici** am Halse, **nach Zerstörung des Hirns und des Rückenmarks**, das tagelang ungestörte **Fortschlagen eines ausgeschnittenen Froschherzens** sind unwiderlegliche Beweise dafür. Diese Selbständigkeit der Bewegungsquelle schlieſst natürlich nicht die Beeinflussung der Bewegung von auſsen her, nicht den Zutritt von Nerven aus, welche durch ihre Erregung die Herzaktion steigern oder mindern können.

Über die spezielle Art dieser inneren Erregungsquellen sind die Ansichten weit auseinander gegangen; nicht einmal, daſs sie nervöser Natur sind, ist immer anerkannt worden. So hatte HALLER das Herz als eines der evidentesten Beispiele einer ohne Nerveneinfluſs durch die eigne Muskelreizbarkeit vermittelten Muskelthätigkeit bezeichnet und in dem Blut das reizende Agens für den Herzmuskel gesucht. Obwohl diese Anschauung durch die gewichtigsten Gegengründe vollständig verdrängt wurde, hat R. WAGNER später nochmals den Nerven eine wesentliche Rolle bei dem Zustandekommen der Herzbewegung in ihrem normalen Typus und Rhythmus abgesprochen, indem er sich auf die Thatsache stützte, daſs das Herz des Embryo sich rhythmisch kontrahiert, bevor durch das Mikroskop eine Spur von Nervenelementen in ihm nachzuweisen ist und bevor die Zellen desselben zu quergestreiften Muskelfasern entwickelt sind, indem er ferner an die rhythmischen Bewegungen der Wimpern isolierter Flimmerzellen erinnerte. Beide Thatsachen sind jedoch durchaus keine Beweise für die Unabhängigkeit der Kontraktionen des entwickelten Herzens

von nervösen Apparaten. Was die Embryofrage betrifft, so ist, abgesehen von der Möglichkeit, dafs die ersten Anlagen der Nerven der Beobachtung entgehen, daran zu denken, dafs die zur Umbildung in Nervenelemente bestimmten Zellen des Herzens ebensogut vor ihrer vollständigen Ausbildung zu solchen deren spezifische Funktion ausüben, wie die zu Muskeln bestimmten Zellen, oder dafs, wenn der Aufbau des embryonalen Herzens nur aus durchaus gleichartigen Formelementen vor sich gehen sollte, die Differenzierung der nervösen und muskulären Bestandteile derselben erst das Ergebnis einer späteren Entwickelung wäre. Und dieser letzteren Anschauungsweise würden sich wohl auch die pulsierenden Herzen niederer Tierarten (Schnecken) anpassen lassen, in welchen zu keiner Lebensperiode neben den kontraktilen Fasern Bildungen nervöser Art bisher mit Sicherheit nachgewiesen werden konnten.[1] Die Flimmerbewegung endlich darf ebensowenig als die Samenfädenbewegung oder die Form- und Ortsveränderung eines farblosen Blutkörperchens mit der typischen Kontraktion des zusammengesetzten Herzens in Parallele gebracht werden, und wenn es selbst erwiesen wäre, dafs Muskelfasern auch ohne Vermittelung von Nerven sich rhythmisch kontrahieren können, so ist damit noch nicht das Fehlen der Nervenvermittelung für den Herzmuskel im mindesten wahrscheinlich gemacht. Zur Zeit bestehen denn auch kaum mehr über das Vorhandensein, sondern nur über die Natur einer solchen Vermittelung Meinungsverschiedenheiten, insofern nach den einen die intrakardialen Nervenfasernetze, nach den andern die herdweise in dem Herzmuskel eingelagerten Ganglienzellen für die eigenartige Thätigkeit desselben verantwortlich zu machen sind.

Von diesen beiden letzten durch ihren anatomischen Ausgangspunkt voneinander unterschiedenen Hypothesen über den Ursprung der Herzaktion hat die zweite auf eine eingehende Rücksichtnahme Anspruch, weil sie, wie aus ihrer weiter unten folgenden Darstellung ersichtlich werden wird, am vollkommensten allen bisher bekannt gewordenen Thatsachen Rechnung trägt, während zur Charakterisierung der ersten, von Schiff[2] und Moleschott begründeten (welche sich des gleichen Vorzugs nach unserm Dafürhalten nicht erfreut), einige kurze Bemerkungen genügen dürften. Schiff und Moleschott lassen die Vagusfasern anatomisch und physiologisch zu dem Herzmuskel sich genau so verhalten, wie jeden beliebigen motorischen Nerv zu seinem Muskel: jede Erregung der Vagusfasern bewirkt eine Kontraktion der Herzmuskelfasern. Da nun das Herz nach der Trennung der Vagi fortschlägt, so kann die Ursache seiner Thätigkeit nicht in einer von der *medulla oblongata* im Vagus zugeleiteten Erregung gesucht werden. Schiff und Moleschott sehen sich daher zu der Annahme genötigt, dafs ein im Herzen selbst beständig erzeugter Reiz direkt auf die intramuskulären Vagusenden erregend wirke, diese Erregung aber und somit auch die von ihr ausgelöste Muskelthätigkeit durch die grofse Erschöpfbarkeit des Vagus in eine periodisch unterbrochene verwandelt werde. Wie künftige Untersuchungen sich zu dieser Lehre stellen werden, läfst sich kaum vorhersehen; lange Zeit verlassen, ist sie durch Gaskell[3] wieder ans Licht gezogen, bleibt aber auch gegenwärtig vor allem dem Vorwurf ausgesetzt, dafs sie bestimmten sowohl anatomischen als auch physiologischen Thatsachen, auf welche wir späterhin noch ausdrücklich aufmerksam machen werden, widerstreitet, und ferner, dafs eine Durchführung derselben im Sinne Gaskells die Annahme höchst verwickelter Beziehungen zwischen Nerv und Muskel erfordert, für deren Zulässigkeit die allgemeine Nerven- und Muskelphysiologie wenig oder gar keine Bürgschaft gewährt.

Der Gedanke, die Erregungsimpulse, deren rhythmische Wiederkehr die typische Form der Herzthätigkeit bedingt, von nervösen im

---

[1] Remak, *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1844. p. 463.
[2] Schiff, *Arch. f. physiol. Heilk.* 1850. Bd. IX. p. 22 u. 220.
[3] Gaskell, *The Journ. of Physiol.* 1885. Vol. IV. p. 43 (53).

Herzen selbst gelegenen Zentralapparaten ausgehen zu lassen und letztere zugleich als die Angriffspunkte für den Hemmungseinflufs des erregten Vagus hinzustellen, rührt von VOLKMANN her. Diese Apparate sind die von REMAK[1] entdeckten Gruppen von Nervenzellen, welche an bestimmten Stellen in die Substanz des Herzmuskels eingebettet sind und höchst wahrscheinlich direkt oder indirekt mit den Herzästen des Vagus in anatomischem Zusammenhang stehen.

Das histologische Verhalten der Herznerven zu den im Verlauf der letzteren eingeschalteten Ganglienzellen ist noch sehr ungenügend aufgeklärt und bisher auch nur bei einer einzigen Tierart, dem Frosche, Gegenstand genauerer Studien gewesen. Zum besseren Verständnis der für uns wesentlichen Befunde erinnnern wir daran, dafs das Froschherz aus zwei durch eine Scheidewand getrennten Vorhöfen und einer einfachen scheidewandlosen Kammer besteht, welchen beiden Hauptabschnitten sich auf seiten der linken Vorkammer das flaschenförmige Sammelrohr der grofsen Körpervenen, der *sinus venosus*, auf seiten der Kammer der von ihrer Basis entspringende zwiebelähnlich ausgebauchte Aortenanfang, der *bulbus arteriosus*, als kontraktile dem eigentlichen Herzen noch zuzurechnende Nebenabteilungen anschliefsen. Die Muskelmassen der Vorhöfe und der Kammer hängen nicht untereinander zusammen, sondern sind durch einen vom Pericardium aus nach einwärts dringenden Bindegewebsring in der sogenannten Atrioventrikularfurche vollständig voneinander getrennt[2]; die Herzvagi steigen dem *sinus venosus* entlang zur Vorhofsscheidewand herab, in deren zur Medianebene des Körpers parallel gestellter Fläche ihre Fortsetzung als vorderer und hinterer Scheidewandnerv verläuft. Anastomotische Verbindungen zwischen beiden Nervenstämmchen finden nur im *sinus venosus* und dicht oberhalb der Atrioventrikularfurche statt, an welchen zwei Punkten je ein dünnes Nervenästchen von einem Stamme zum andren hinüberzieht. Alle sonstigen im *septum atriorum* abtretenden Nebenäste bilden nur unter sich und mit dem einen ihnen als Ursprungsort dienenden Hauptstamm[3], nicht aber zugleich mit dem zweiten Hauptstamme einen weitmaschigen Plexus, und auch im *sinus venosus*, wo BIDDER[4] die beiden Herzvagi eine gegenseitige Vermischung ihrer Fasern durch Plexusbildung erfahren läfst, begegnet man, bei *Rana esculenta* wenigstens, nur der oben erwähnten einfachen Nervenbrücke.[5] Sämtliche bisher genannten Abschnitte der Vagusbahnen führen feine markhaltige Nervenfasern vielfach untermischt mit marklosen, letztere zum Teil durch anastomotische Verbindung aus dem Sympathicus übergetreten, und sind reichlich mit gelblich pigmentierten Ganglienzellen belegt, bis zur Atrioventrikularfurche hin, wo mit einem teils hoch oberhalb derselben teils dicht unterhalb derselben im freien Rande der Atrioventrikularklappe (BIDDERsches Ganglion) gelegenen vorderen und hinteren Ganglienzellenhaufen sowohl das Vorkommen von Ganglienzellen als auch dasjenige von markhaltigen Nervenfasern in der Bahn der vorderen und der hinteren Scheidewandnerven sein Ende erreicht und nichts als feinste marklose Nervenfäserchen zu verfolgen übrig bleiben, welche zwischen die Muskelelemente des Ventrikels einstrahlen, um sich mit denselben auf die früher beschriebene Art (Bd. II. p. 14) zu verbinden. Über die anatomischen Beziehungen der Scheidewandnerven zu einem erst spät ent-

---

[1] REMAK, *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1844. p. 463.
[2] GOMPERTZ, *Arch. f. Physiol.* 1884. p. 242 (246).
[3] RANVIER, *Leçons d'anatomie générale. Appareils nerveux terminaux des muscles de la vie organique.* Paris 1880. p. 92.
[4] BIDDER *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1852. p. 163; 1866. p. 1; 1868. p. 1.
[5] RANVIER, a. a. O.

deckten und überdies noch strittigen[1] der hinteren Wand des *bulbus arteriosus* eingelagerten Ganglienzellenhaufen[2] ist zur Zeit nichts Sicheres ermittelt.

Intrakardial begegnet man beim Frosche also Ganglienzellen stets an drei, eventuell vier, bestimmten Orten, im *sinus venosus*, in der Vorhofsscheidewand, im Umkreis der Atrioventrikularfurche sowie im *bulbus arteriosus* und unterscheidet demgemäfs auch passend vier bestimmte Gruppen derselben als Sinus-, Vorhof-, Atrioventrikular- und Bulbusganglien. Dürfte nun aber auch die Frage nach dem Verteilungsmodus der intrakardialen Ganglienapparate für erledigt anzusehen und einer Wiederkehr von Behauptungen, nach welchen dieselben allenthalben im Herzen anzutreffen wären[3], wirksam vorgebeugt sein, so harrt eine andre viel wichtigere Frage noch immer der Beantwortung: wir wissen nicht, ob und auf welche Art die einzelnen Ganglienzellen mit den zwischen sie hindurchziehenden Herznerven verknüpft sind.

Die intrakardialen Nervenzellen des Frosches gehören ihrer Mehrzahl nach unstreitig zur Klasse der im Sympathicus dieser Tierart aufserordentlich reichlich vertretenen Spiralzellen[4] (s. Bd. I. p. 517), entlassen mithin von ihrem einen Pole zwei nervöse Fortsätze, einen geraden von dickerem Kaliber und einen zarteren, welcher den ersteren gleich nach seinem Austritte aus dem Zellkörper in spiraligen Windungen umkreist; die intrakardialen Ganglienzellen sind folglich nicht dem Typus der echten unipolaren Ganglienzellen zuzurechnen, wie von einigen Seiten[5] geschehen, sondern als eine Übergangsform zu den mehrstrahligen zu betrachten, die mehrfach geäufserten Zweifel[6] an der nervösen Natur der Spiralfasern sicher unberechtigt.[7] Unentschieden und auf direktem Wege überhaupt kaum festzustellen bleibt nur, ob die beiden Fortsätze der intrakardialen Ganglienzellen mit den vorbeiziehenden Nervenfasern des Vagus und Sympathicus Verbindungen eingehen oder nicht. Über diesen wichtigsten Punkt werden daher die Vorstellungen notwendig einen hohen Grad von Unsicherheit bewahren, wenn man solche auch mittelbar aus gut verbürgten anderweitigen Erfahrungen abzuleiten vermag. Von letzteren kämen aber vorläufig die folgenden in Betracht.

Schwalbe hat für die Spiralzellen des Froschsympathicus ermittelt, dafs der gerade Fortsatz derselben sich nach längerem ungeteilten Verlauf gabelt, ähnlich wie es die verzweigten Fortsätze der multipolaren Ganglienzellen thun, und bei Löwit[8] finden sich ganz entsprechende Angaben hinsichtlich der Zellen des Bulbusganglions. Es haben ferner bezüglich der Spiralfasern der Sympathicuszellen Axel Key und Retzius mitgeteilt, dafs dieselben in markhaltige Nervenfasern übergehen, was von Schwalbe bestätigt wurde, und Bidder endlich berichtet, dafs nach Durchschneidung der Vagi die Spiralfasern der intrakardialen Ganglienzellen fettig entarten. Sollten spätere Untersuchungen die Übertragbarkeit dieser wichtigen Erfahrungen auf alle Spiralzellen des Herzens nachweisen, so würde man sich vorstellen können, dafs dieselben in direktem Zusammenhang mit den markhaltigen Vagusfasern durch ihre spiraligen Fortsätze, in indirektem dagegen mit den marklosen Sympathicusfasern durch Einsenkung der letzteren in die geraden ständen, während die geraden Fortsätze

---

[1] Engelmann, Pfluegers *Arch.* 1882. Bd. XXIX. p. 425.

[2] Munk, *Verhandl. d. physiol. Ges. in Berlin.* 25. Febr. 1876; *Arch. f. Physiol.* 1878. p. 569. — Löwit, Pfluegers *Arch.* 1881. Bd. XXV. p. 399.

[3] Friedländer, *Unters. aus d. physiol. Laborat. in Würzburg.* 1867. Bd. I. p. 165.

[4] Beale, *Philosophical Transact.* 1864. Vol. CLIV. p. 543. — Bidder, *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1868. p. 24. — Ranvier, a. a. O. p. 113, u. *Traité technique d'histologie.* 6me Fascicule. Paris 1882. p. 842.

[5] Klug, *Arch. f. Physiol.* 1881. p. 330

[6] Koelliker, *Lehrb. d. Gewebelehre.* 1867. p. 579. — Krause, *Ztschr. f. rat. Med.* III. R. 1864. Bd. XXIII. p. 60. — Rawitz, *Arch. f. mikrosk. Anat.* 1880. Bd. XVIII. p. 297.

[7] Axel Key u. Retzius, *Stud. in d. Anat. d. Nervensyst. u. d. Bindegewebes.* 2. Hlfte. Stockholm 1876. — Schwalbe, *Lehrb. d. Neurol.* 1881. p. 985 Anm.; *Über Kaliberverhältnisse d. Nervenfasern.* Leipzig 1882. p. 13.

[8] Löwit, Pfluegers *Arch.* 1881. Bd. XXV. p. 415.

selbst zur Versorgung der Herzwandungen dienten. Natürlich würde es aber vorläufig verfehlt sein auf solche Möglichkeiten eine physiologische Auslegung der Herzthätigkeit zu begründen, unsre histologische Skizze bezweckte nur der Überzeugung Bahn zu brechen, dafs ein kontinuierlicher anatomischer Zusammenhang der Herzganglien mit den Primitivfasern der Herznerven durch die bisherigen Ergebnisse der mikroskopischen Untersuchung keineswegs in Frage gestellt sei. Ein fernerer Gegenstand des Zweifels, ob alle intrakardialen Ganglienzellen zur Klasse der Spiralzellen gehören, ist ebenfalls nicht spruchreif. Nach Ranvier[1] enthalten namentlich die Bidderschen Ganglien echte bipolare Zellen.

Noch weniger als beim Frosch ist das Verhalten der Nerven und der Ganglienzellen im Herzen der übrigen Tierarten geklärt. Die Forschung hat zwar hier und da angesetzt und auch bisweilen höchst beachtenswerte Einzelheiten zutage gefördert, aber die Lückenhaftigkeit des vorliegenden Materials ist zu grofs, um darauf weittragende Schlüsse bauen zu können. Sehr wertvoll ist z. B. die Angabe, dafs die mit Ganglienzellen belegten Herznervenstämmchen von Schildkröten (*Testudo graeca*[2], *Emys europaea*) Krokodilen, Vögeln, Säugern sowie vom Hecht[3] sämtlich oberflächlich unter dem visceralen Blatte des Pericardiums verlaufen, also jedem experimentellen Eingriff zugänglicher gelegen sind als die im *Septum atriorum* verborgenen des Frosches. Auf die weitere Frage, in welcher Art und in welchem Umfang jene Stämmchen gegen die Herzmuskulatur Zweige entsenden, erhalten wir jedoch keine Auskunft, und ob intramuskulär alle Ganglienzellen fehlen, scheint uns nicht ausreichend geprüft. Inwieweit endlich die Elemente des Nervensystems dem Herzbau der Wirbellosen (z. B. Schnecken) eingefügt sind, kann nicht einmal vermutungsweise bestimmt werden.[4]

Überall, wo wir eine normale Muskelthätigkeit zum Dienste des lebenden Organismus angestrengt sehen, führt uns der physiologische Versuch auf aufserhalb der kontraktilen Substanz gelegene nervöse Zentren als Quellen der motorischen Impulse, und wo immer auch im Bereiche des Nervensystems eine Örtlichkeit ausfindig gemacht wird, von deren Unversehrtheit das Zustandekommen ordnungsmäfsig ablaufender Muskelbewegungen abhängt, zeigt sich dieselbe bei der mikroskopischen Untersuchung ausgezeichnet durch die Gegenwart von Nervenzellen. In dieser sich beständig wiederholenden Begegnung gleichartiger physiologischer Erscheinungen mit gleichartigen anatomischen Verhältnissen liegt ein starker Zwang, auch für die rhythmische Aktion des Herzens ein nervöses Bewegungszentrum vorauszusetzen, und zwar ein solches im Herzen selbst, in den Ganglienzellen der peripheren Herznerven, anzunehmen, weil der Herzschlag erfahrungsgemäfs bei sämtlichen Tierarten nach Durchtrennung aller nervösen Verbindungen mit Gehirn und Rückenmark fortbesteht und selbst in dem ausgeschnittenen Organe anhält, wenn dasselbe einem kaltblütigen Tiere oder dem embryonalen

---

[1] Ranvier, *Traité technique d'histologie.* 6me Fascicule. Paris 1882. p. 843.
[2] Gaskell, *The Journ. of Physiol.* 1883/84. Vol III. p. 369; 1885. Vol. IV. p. 43.
[3] Dogiel, *Arch. f. mikrosk. Anat.* 1877. Bd. XIV. p. 470.
[4] Dogiel, *Arch. f. mikrosk. Anat.* 1877. Bd. XIV. p. 59. u. 470. — Foster u. Dew-Smith, ebenda. p. 317. — Vgl. dieses Lehrb. p. 157.

Körper eines Warmblüters, ja sogar des Menschen[1], angehörte. Es ist aber nicht allein die Analogie mit andern genauer bekannten Bewegungsvorgängen, welche die eben erwähnte Vorstellung uns empfiehlt, sondern wir kennen auch wohlbegründete auf das Herz selbst bezügliche Thatsachen, welche zu dem gleichen Schlusse nötigen. Wir haben bei Gelegenheit der anatomischen Skizzierung des Herzbaus mitgeteilt, daſs beim Frosche die Muskulatur der Vorhöfe nirgends mit derjenigen des Ventrikels organisch zusammenhängt, und werden noch erfahren, daſs der Anstoſs zu jedem Herzschlage vom *sinus venosus* seinen Ausgang nimmt. Folglich kann dieser Anstoſs dem Ventrikel nur auf der Bahn von Nervenfasern übermittelt werden, und soweit unsre jetzigen Kenntnisse reichen, werden motorische Nervenfasern unter normalen Bedingungen nur von Ganglienzellen aus in Erregung versetzt. Eine zweite an ein vielfach[2] wiederholtes HEIDENHAINsches Experiment[3] anschlieſsende Betrachtung führt zu dem gleichen Ergebnis. Man legt bei einem lebenden Frosche das Herz frei und schnürt den Ventrikel zwischen Basis und Spitze mittels einer Fadenschlinge kräftig zusammen. Nach Lösung der letzteren nehmen die Herzpulsationen ihren unveränderten Fortgang und unterhalten nach wie vor den Kreislauf des Blutes. Aber selbst bei tagelang fortgesetzter Beobachtung ist keine aktive Beteiligung der Ventrikelspitze an der Herzarbeit zu konstatieren; das von den Atrien her eingepreſste Blut dehnt sie passiv aus, und nur elastische Kräfte sind es, welche das Zusammenfallen derselben bedingen, wenn sich der Ventrikel in die Aorta entleert: gewiſs ein unwiderleglicher Beweis dafür, daſs die Herzmuskulatur des Ventrikels unter normalen Verhältnissen nicht, wie HALLER einstmals lehrte, in sich die Quelle der rhythmischen Herzkontraktionen trägt, sondern daſs diese in den Ganglienzellen zu suchen ist, deren nervöse Verbindungen mit den Muskelfasern der Ventrikelspitze im vorliegenden Experiment zerquetscht und folglich unterbrochen wurden.

Einem ganz andren, der normalen Herzbewegung fremden Gebiete gehören die unter bestimmten abnormen Bedingungen beobachteten rhythmischen Pulsationen der isolierten Herzspitze an. Solche treten im allgemeinen unter dem Einflusse auſsergewöhnlicher sei es mechanischer, sei es chemischer, sei es elektrischer Reizungen derselben ein. Es gerät daher dieser ganglienlose Herzabschnitt nach seiner irgendwie erfolgten Abtrennung bald wieder in rhythmische Kontraktionen, wenn man demselben unter verhältnismäſsig hohem Druck indifferente Flüssigkeiten, z. B. defibriniertes mit 0,75prozentiger Kochsalzlösung verdünntes Schafblut, zuleitet[4], oder wenn man in dem oben be-

---

[1] PFLUEGER, PFLUEGERs *Arch.* 1877. Bd. XIV. p. 628. — BISCHOFF, ebenda. Bd. XV. p. 60.

[2] J. BERNSTEIN, *Ctrlbl. f. d. med. Wiss.* 1876. p. 385 u. 435. — BOWDITCH, *The Journ. of Physiol.* 1878. Vol. I. p. 104.

[3] R. HEIDENHAIN, *Disquis. de nervis cordis.* Dissert. Berolini 1854. p. 47.

[4] LUDWIG u. LUCHSINGER, *Ctrbl. f. d. med. Wiss.* 1879. p. 404; PFLUEGERs *Arch.* 1881. Bd. XXV. p. 211. — GASKELL, *The Journ. of Physiol.* 1880/81. Vol. III. p. 1.

schriebenen HEIDENHAINschen Experiment durch Hemmung des Blutabflusses aus der Aorta den intrakardialen Blutdruck steigert[1], ferner, wenn der isolierten Herzspitze unter Vermeidung reizender Druckhöhen Alkalien oder gewisse Gifte, wie Atropin, Delphinin, Chinin, in verdünnten Lösungen zugeführt werden[2], endlich, wenn wir dieselbe der erregbarkeitsteigernden Wirkung einer anhaltenden Reizung mit intermittierenden Induktionsströmen längere Zeit hindurch aussetzen.[3] Beobachtungen dieser Art beweisen, dafs besondere erregende Einflüsse notwendig sind, um den rhythmisch schwankenden Erregungszustand der Herzmuskulatur in rhythmisch ablaufenden Bewegungen zum Ausdruck zu bringen, eine Aufgabe, welche im Leben den gangliösen Erregungszentren zufällt, beweisen aber nicht etwa, dafs die Herzmuskulatur einschliefslich der sie durchziehenden Nervenverzweigungen allein für sich schon die Bedingungen ihrer rhythmischen Thätigkeit enthält.

Mit einer experimentell zu begründenden Anerkennung der Ganglien des Herzens als Erregungsquellen seiner Thätigkeit ist aber die Frage nach den Ursachen der letzteren keineswegs erschöpft; es gilt, weiter zu erforschen, wie in jenen Zellen der motorische Impuls überhaupt zustande kommt, in welcher Weise sie den Rhythmus und Typus der Herzbewegung vermitteln, ob den verschiedenen Gangliensystemen der Herzwandungen verschiedene Funktionen übertragen sind oder nicht, und schliefslich wie der erregte Vagus die Thätigkeit dieses motorischen Herzapparats herabsetzt oder aufhebt. Keine dieser Fragen ist endgültig entschieden. Das umfangreiche Material, welches zu ihrer Beantwortung bis jetzt vorliegt, besteht im wesentlichen in mannigfach variierten Versuchen über die Folgen der Umschnürung oder Losschneidung einzelner Abteilungen des Herzens (besonders des Froschherzens) und die Folgen direkter Reizung derselben nach der Abschnürung oder Abschneidung, ferner in dem Studium des Einflusses gewisser äufserer Momente auf Intensität und Modus der Herzbewegung. Den Ausgangspunkt der ersteren bildet eine Reihe interessanter Experimente von VOLKMANN und STANNIUS.[4] VOLKMANN hat zuerst angegeben, dafs, wenn man das Froschherz an der Atrioventrikulargrenze rasch durchschneide, der getrennte Vorhof meist rhythmisch fortschlage, der Ventrikel dagegen regungslos verharre und nur durch mechanische Reizung zu einer Kontraktion veranlafst werden könne. BIDDER[5] hatte hinzugefügt, dafs dieser Erfolg jedesmal eintrete, wenn der Schnitt so geführt werde, dafs alle Ganglienmassen des Vorhofseptums am Vorhof bleiben, der Ventrikel nur die sogenannten Atrioventrikularganglien behalte. Schneide man unterhalb der letzteren, so verliere der Ventrikel

---

[1] FOSTER, s. b. GASKELL, a. a. O.

[2] MERUNOWICZ, *Arb. aus d. physiol. Anst. zu Leipzig.* 1875. p. 132. — STIÉNON, *Arch. f. Physiol.* 1878. p. 263. — GAULE, ebenda. p. 291. — LÖWIT, PFLUEGERS *Arch.* 1881. Bd. XXV. p. 399 (447). — SCHTSCHEPOTJEW, ebenda. 1879. Bd. XIX. p. 53.

[3] ECKHARD, *Beitr. z. Anat. u. Physiol.* 1858. Bd. I. p. 145. — FOSTER u. DEW-SMITH, *Journ. of anat. and physiol.* 1876. Vol. X. p. 735. — GASKELL, *The Journ. of Physiol.* 1882. Vol. IV. p. 43 (51).

[4] VOLKMANN, *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1844. p. 419. — STANNIUS, ebenda. 1852. p. 85.

[5] BIDDER, *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1852. p. 163. — ROSENBERGER. *De centris motuum cordis.* Dissert. Dorpati 1850.

auch die Fähigkeit auf direkte mechanische Reizung eine allgemeine Kontraktion auszuführen, es zucke nur die direkt gereizte Partie; schneide man höher, so daſs ein Teil der Vorhofganglien am Ventrikel bleibe, so setze letzterer für sich, wie der Vorhof, seine Pulsationen fort. STANNIUS hat folgende Angaben gemacht. Umschnürt man die Vorhöfe mit einer Ligatur, so setzt der oberhalb der Ligatur gelegene Teil der Vorhöfe seine rhythmischen Kontraktionen fort, der unterhalb gelegene dagegen und der ganze Ventrikel steht in Diastole still, wenn man nicht anderweitig durch Reizung seiner Substanz Kontraktion hervorruft; hat man die Ligatur an der Grenze zwischen Vorhof und Hohlvenensinus angelegt, so verfällt das ganze Herz, Vorhof und Kammer, in diastolische Erschlaffung; bringt man aber nun eine zweite Ligatur an der Grenze zwischen Vorhof und Kammer an, so bleibt nach STANNIUS zwar der Vorhof in Ruhe, aber der Ventrikel gerät wieder in rhythmische Zusammenziehungen. Wenn STANNIUS nur eine Ligatur und diese an der Atrioventrikulargrenze anlegte, so setzte der Ventrikel für sich und der Vorhof für sich die Schläge fort, allein in verschiedenem Tempo. Der Eintritt des diastolischen Herzstillstandes nach Anlegung einer Ligatur zwischen Hohlvenensinus und Vorhof des Frosches oder auch nach Durchschneidung des Herzens an dieser Stelle ist allgemein konstatiert worden. Ein mitunter zur Beobachtung kommendes Fehlschlagen des Versuchs beruht nachweislich stets darauf, daſs die trennende Schnittführung oder Unterbindung kleine Stücke des Venensinus in ungestörtem Zusammenhange mit den Vorhöfen belassen und somit nicht zu der beabsichtigten vollkommenen mechanischen Sonderung beider Herzabteilungen geführt hat.[1] Und aus der gleichen Ursache erklärt sich wohl auch die von R. HEIDENHAIN[2] betonte, freilich aber anders gedeutete Thatsache, daſs der erwartete Herzstillstand am häufigsten bei rascher Schnittführung mit scharfen Instrumenten, seltener bei der Anwendung stumpfer Instrumente ausbleibt. Denn offenbar wird die Schwierigkeit einer völligen Sinusabtragung im ersteren Falle, wo die Verletzung eine glatt umschriebene ist, erheblicher sein, als im zweiten, wo durch die gleichzeitig vorhandene Quetschung auch die der eigentlichen Trennungsstelle benachbarten Gewebsgebiete in Mitleidenschaft gezogen werden.[3] Viel wichtiger als die eben erörterten Erfahrungen ist die allseitig bestätigte Beobachtung HEIDENHAINS und v. BEZOLDS, daſs die Herzruhe, welche nach Aufhebung der Kontinuität zwischen Sinus und Vorhöfen in der Regel eintritt, nach längerer oder kürzerer

---

[1] Vgl. ECKHARD, *Beitr. z. Anat. u. Physiol.* Gieſsen 1858. Bd. I. p. 145, 1860. Bd. II. p. 123, 1863. Bd. III. p. 108. — NAWROCKI, *Studien d. physiol. Instituts zu Breslau.* Heft I. 1863. p. 112.

[2] R. HEIDENHAIN, *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1858. p. 479, u. *Disquis. de nervis cord.* Dissert. Berolini 1854. — V. BEZOLD, *Arch. f. pathol. Anat.* 1858. Bd. XIV. p. 282; *Unters. üb. d. Innervat. d. Herzens.* Leipzig 1863.

[3] Vgl. ECKHARD, *Beitr. z. Anat. u. Physiol.* Gieſsen 1860. Bd. II. p. 128.

Zeit vorübergeht und einer erneuten rhythmischen Thätigkeit Platz macht, und die Widerlegung der BIDDERschen Behauptung, dafs der Ventrikel nach seiner Loslösung vom Vorhof keiner rhythmischen Pulsationen mehr fähig sei. Spricht gegen die letztere Angabe schon die STANNIUSsche Beobachtung, dafs während des diastolischen Stillstandes durch Ligatur an der Sinusgrenze eine zweite Ligatur an der Atrioventrikulargrenze die Ventrikelpulsation wieder hervorruft, so ist noch direkter durch HEIDENHAIN und v. BEZOLD gezeigt worden, dafs auch der völlig getrennte Ventrikel selbständig seine Thätigkeit wieder aufnehmen kann, oder auf Reizung wieder eine Reihe von Pulsationen, nicht nur eine einfache direkt oder reflektorisch ausgelöste Kontraktion ausführt. v. BEZOLD beobachtete, dafs man den Rhythmus des Froschherzschlages mehr und mehr bis zum völligen Stillstand verlangsamen kann, wenn man allmählich von oben nach unten fortschreitend Stückchen für Stückchen vom Hohlvenensinus abschneidet; dafs ferner, wenn man während des Stillstandes an der Atrioventrikulargrenze durchschneide, der Ventrikel, nicht aber der Vorhof wieder zu pulsieren beginnt, während, wenn man den Ventrikel selbst in der Mitte quer durchschneidet, der obere Teil desselben mit dem Vorhof wieder seine Pulsationen aufnimmt.

Es fragt sich, wie sind die Erfolge der Durchschneidung oder Unterbindung des Herzens an verschiedenen Stellen zu erklären? Die Antworten entbehren der Übereinstimmung. Was zunächst die Grundthatsache, den diastolischen Herzstillstand nach Unterbindung oder Ligatur an der Sinusgrenze betrifft, so betrachten ihn die meisten als Folge davon, dafs das Herz dem Einflufs des an der Operationsstelle oder darüber gelegenen gangliösen Innervationszentrums entzogen werde. Im Gegensatz dazu sucht HEIDENHAIN das wirksame der Ligatur oder des Schnitts in einer mechanischen Reizung der am gleichen Orte befindlichen Vagusenden, während v. BEZOLD eine dritte Anschauungsweise verteidigt, welche sich von der ersten nur durch einen eigentümlichen Zusatz unterscheidet. Nach dieser letzten Auffassung hätte man sich das Herz als die Stätte einer antagonistischen Kraftentwickelung hemmender Kräfte einerseits, bewegender anderseits vorzustellen; für beide Arten von Kraftwirkungen existieren besondere Organe, welche auf verschiedene Herzabteilungen so verteilt wären, dafs in der einen die einen, in der andren die andern Kräfte überwögen. Die Hauptherde für die Erzeugung der rhythmischen Bewegungen befinden sich im Hohlvenensinus und am Ventrikularrand; trenne man also den Sinus ab, so werde durch den Wegfall des einen dieser Zentren ein Gleichgewicht der hemmenden und bewegenden Kräfte in der zurückbleibenden Herzabteilung bedingt, in der Ruhe sammle sich aber eine gewisse Menge der bewegenden Kräfte in den Ventrikularganglien an, so dafs das Gleichgewicht wieder gestört werde. Trenne man

den Ventrikel in der Vorhofsgrenze ab, so reize man die Ventrikularganglien, während man gleichzeitig den Vorhof, in welchem die hemmenden Kräfte konzentriert seien, entferne, so daſs also der Ventrikel seine Thätigkeit wieder beginnen könne. Unter diesen einander gegenübergestellten Hypothesen zu gunsten der einen oder der andren zu entscheiden, ist unsers Erachtens umsoweniger angebracht, als sich dieselben keineswegs gegenseitig ausschlieſsen und jede von ihnen auch über thatsächliche Unterlagen gebietet, deren Nichtbeachtung als völlig unberechtigt bezeichnet werden müſste. Die erste von der Mehrzahl der Physiologen bevorzugte Auffassung erhält ihre bedeutendste Stütze durch die Ablaufsweise der normalen Herzbewegung selbst; die Kontraktionswelle, auf deren regelrechter Fortpflanzung jeder Schlag auch des isolierten Froschherzens beruht, hebt stets im Sinus an, ergreift sodann die Vorhöfe und zuletzt den Ventrikel; jede solche Revolution ist aber von der nächstfolgenden durch eine zeitlich bestimmbare Pause getrennt. In diesem Verhalten liegt ein ganz unverkennbarer Fingerzeig darauf hin, daſs der Anstoſs zu einer gesamten Herzrevolution von den Sinus ausgeht, und daſs die Abtragung dieser Herzabschnitte darum Herzstillstand zur Folge hat, weil sie mit der Entfernung eines besonderen Erregungsvorgangs, eben der Sinusganglien, unvermeidlich verknüpft ist.

Die Verlaufsrichtung der Herzkontraktionen kann freilich auch Änderungen erfahren, wie durch v. Bezold[1] gezeigt worden ist, jedoch nur unter Verhältnissen, welche von den normalen Lebensbedingungen erheblich abweichen. Der betreffende Versuch ist folgender. Hat man Vorhof und Kammer durch Schnitt oder Ligatur an der Sinusgrenze zur Ruhe gebracht, und reizt man den Vorhof mechanisch, so entsteht eine Pulsation, bei welcher die Vorhofssytsole der Kammersystole vorangeht; reizt man aber den Ventrikel auf die gleiche Art, so hat man häufig Gelegenheit, eine allgemeine Pulsation wahrzunehmen, bei welcher die Kontraktion umgekehrt vom Ventrikel zum Atrium verläuft. Ein andres Verfahren, die Reihenfolge der einzelnen Akte, welche eine Herzkontraktion ausmachen, zu modifizieren, hat J. Bernstein[2] kennen gelehrt. Es besteht darin, daſs man einem von den Venensinus abgetrennten also ruhenden Herzen einen konstanten Strom mittels unpolarisierbarer Elektroden (s. Bd. I. p. 533 und 566) zuleitet. Je nach der Richtung des letzteren wechselt auch die Richtung der über Atrium und Ventrikel hinwegziehenden systolischen Kontraktionswellen, welche durch die erregende Wirkung des Stromes aufs neue hervorgerufen werden. Verläuft der Strom vom Atrium zum Ventrikel, so nimmt auch die Kontraktionswelle die gleiche Wegrichtung, sie schreitet dagegen vom Ventrikel zum Atrium fort, wenn wir auch dem konstanten Strome diese Verlaufsrichtung erteilen.

Auf der andren Seite wird aber auch nicht in Abrede zu stellen sein, daſs die fragliche Herzruhe wenigstens zum teil als ein Reizungseffekt bestimmter Hemmungsapparate anzusehen ist. Denn

---

[1] v. Bezold, a. a. O.

[2] J. Bernstein, *Unters. üb. d. Erregungsvorgänge im Nerven- u. Muskelsysteme.* Heidelberg 1871. p. 216.

sicher sind Schnitt und Unterbindung zwei absolute Lähmungsmittel, wenn sie die betroffenen nervösen Organe sofort im ganzen Umfange, nicht aber, wenn sie dieselben nur innerhalb beschränkter Strecken vernichten. In letzterem Falle werden sie zu mechanischen Reizmitteln und wirken als solche auch unzweifelhaft auf die unterhalb und benachbart zu der Eingriffsstelle gelegenen Querschnitte der die Sinuswandungen durchziehenden Vagusäste ein. Entgegnungen der Art, daſs ein rascher scharfer Schnitt, welchem nach den vorliegenden Erfahrungen am motorischen Nerven die Fähigkeit zu einer anhaltenden Reizwirkung freilich am ehesten abgesprochen werden könnte, ebenfalls nicht selten einen lange dauernden diastolischen Stillstand erzeugt, daſs dieser Stillstand auch nach Wiederentfernung der Ligatur anhält, daſs endlich durch Unterbindung oder Durchschneidung der Vagusstämme oberhalb des Herzens niemals ein ähnlicher Effekt, sondern das gerade Gegenteil, Beschleunigung der Herzaktion erzielt wird, fallen nur wenig ins Gewicht. Denn nichts steht der Annahme entgegen, daſs den Vagusfasern an der Übergangsstelle in ihre ganglіösen Endapparate andre Erregbarkeitseigenschaften innewohnen, als in ihrem oberen Verlaufe, wie dies bekanntlich für die Endigungen vieler motorischer Nerven durch den eigentümlichen Effekt des Curaregiftes nachgewiesen worden ist (s. Bd. II. p. 85), und auſserdem ist auch wirklich durch Adf. Bernh. Meyer[1] dargethan worden, daſs man mittels anhaltender elektrischer Tetanisierung einen unvergleichlich längeren diastolischen Herzstillstand von bestimmten Abschnitten der Sinus als von den Vagusstämmen aus zu erzielen vermag, daſs die Herzenden des Vagus mithin erheblich schwieriger durch Reizung zu erschöpfen sind als die Stammfasern desselben Nerven. Endlich, haben wir gesagt, ist auch die v. Bezoldsche Hypothese nicht ohne weiteres verwerflich. Die Berechtigung zu diesem Ausspruch ergibt sich von selbst, wenn man sich darüber klar geworden ist, daſs der Wiedereintritt neuer Pulsationen im Stanniusschen Grundversuche, wie er durch die Beobachtungen Heidenhains und v. Bezolds zuerst kennen gelehrt wurde, immer nur aus dem zeitweiligen Bestehen von Hemmnissen begriffen werden kann, welche späterhin irgendwie in Wegfall kommen. Nur dann würde man von einer solchen Anschauung Abstand zu nehmen haben, wenn dargethan würde, daſs sich in dem zur Ruhe gebrachten Herzen neue äuſsere Reize entwickelten. Ohne diesen Nachweis wird nichts von Belang dagegen einzuwenden sein, wenn man die Ursprungsstätte der neuen motorischen Impulse des Ventrikels von antagonistischen Kräften, von Spann- und von Hemmungskräften im Sinne der früher (Bd. I. p. 675) erörterten Pfluegerschen Hypothese der Nervenerregung, beherrscht werden läſst, welche sich anfänglich — Zeit der Herzruhe —

[1] A. B. Meyer, *Das Hemmungsnervensystem d. Herzens.* Berlin 1869. p. 32.

gegenseitig genau kompensieren, und von welchen später — Zeit der Ventrikelpulsationen — die letzteren von den ersteren überboten werden. Was man HEIDENHAIN und v. BEZOLD aber nicht zuzugestehen braucht, ist die von ihnen beiden gemachte Annahme, dafs jede der einander widerstrebenden nervösen Kräfte auch über räumlich gesonderte Kraftzentren verfügt, dafs es neben gangliösen Erregungsorganen auch gangliöse Hemmungsorgane in der Herzwand von dem Werte des Vaguszentrums in der *medulla oblongata* gebe. Dazu liegt allerdings absolut gar kein Grund vor. Vielmehr drängt alles, was bisher über die Ganglienzellen des Herzmuskels ermittelt worden ist, darauf hin, den verschiedenen Gruppen desselben eine im wesentlichen gleichwertige Bedeutung beizumessen. Jede Ganglienzelle für sich ist der Spielplatz hemmender und bewegender Triebkräfte. Während aber in den Sinusganglien normalerweise die letzteren die ersteren überwiegen, halten sich in den Atrioventrikularganglien beide genau in Schach. Die Erregungswelle, welche in den nervösen Zentralapparaten der Sinus entsteht, ruft diejenigen der Vorhöfe und des Ventrikels erst indirekt zur Thätigkeit auf, und daher die Ruhe des Ventrikels, wenn die Sinus und mit ihnen die Sinusganglien entfernt worden sind. Es wird also, wohlgemerkt. aber nur unter normalen Verhältnissen, das Atrioventrikularganglion von einem andren Zentrum, dem Sinusganglion aus, d. h. auf dem Wege des Reflexes, in Erregung versetzt. BIDDER und ECKHARD befinden sich demgemäfs völlig im Recht, wenn sie das erstere als einen Reflexapparat bezeichnet und als solchen dem in so auffälliger Weise als Erregungsapparat fungierenden Sinusganglion gewissermafsen gegenübergestellt haben. Dafs letzteres auch reflektorischen Erregungen zugänglich ist, soll damit natürlich ebensowenig geleugnet werden, als dafs die Atrioventrikularganglien auch aus sich selbst motorische Impulse entsenden könnten. Denn abgesehen davon, dafs absolut gar keine Veranlassung besteht, irgend eine dieser beiden Eventualitäten zu leugnen, existieren sowohl ganz klare faktische Belege dafür, dafs die Sinusganglien Reflexerregbarkeit besitzen, als auch dafür, dafs die Atrioventrikularganglien unter Umständen in sich selbst Erregungsquellen zu entwickeln vermögen, d. i. einer sogenannten automatischen Aktion fähig sind. Zur Feststellung der ersteren Thatsache ist nur erforderlich, ein pulsierendes Froschherz durch Reizung des Vagusstammes in diastolischen Stillstand zu versenken und sodann irgend einen Punkt des Ventrikels oder der Vorhöfe mechanisch zu reizen. Die infolge davon eintretende einmalige Herzkontraktion, welche sehr gewöhnlich mit einer Sinussystole anhebt, beweist deutlich, dafs die Sinusganglien auch durch Reizung entlegener Organabschnitte, mithin reflektorisch, in Erregung versetzt werden können. Um zweitens die automatischen Fähigkeiten der Atrioventrikularganglien darzuthun, genügt der Hinweis auf die früher erwähnte Wiederkehr der Herzpulsationen in einem durch

Querteilung an der Sinusgrenze zur Ruhe gebrachten Ventrikel. Aus dieser Wiederkehr auf die Gegenwart neu entwickelter äufserer Reizursachen schliefsen zu wollen, geht bei dem Mangel alles und jedes stichhaltigen Grundes nicht an; dafs dieselben aber von den Atrioventrikularganglien ihren Ausgang nehmen, unterliegt keinem Zweifel. Denn seit den Mitteilungen v. WITTICHS[1] über das Verhalten der isolierten Hinterwand des Ventrikels ist sicher, dafs die Pulsationen derselben nach Entfernung der die Ganglienzellen bergenden mittleren Randpartien dauernd erlöschen, und seit ECKHARD[2], dem sich H. MUNKS[3] Versuche anschliefsen, wissen wir, dafs mechanische Reizung des hinteren Atrioventrikularganglions eine ganze Reihe von Ventrikelpulsationen hervorruft. Man hat demnach alle Ursache, auch in den Ganglienzellen des Ventrikels Stoffwechselvorgänge vorauszusetzen, bei deren Ablauf Bewegungskräfte frei werden. Aufserdem ist aber in den angeführten Beobachtungen ECKHARDS und H. MUNKS ein nicht zu unterschätzendes Argument für die Anschauung derjenigen gewonnen, welche das Wiedererwachen der Ventrikelpulsationen im STANNIUSschen Grundversuche nach Umschnürung des Herzens in oder nahe der Atrioventrikularfurche auf eine mechanische Reizung der Atrioventrikularganglien beziehen.

Zur Annahme einer irgendwie tiefgreifenden Arbeitsteilung der verschiedenen Ganglienapparate bietet nach dem gesagten das Verhalten des Froschherzens also keinen Anhalt. Dagegen scheint dem zweikammerigen Säugetierherzen eine gröfsere Komplikation der Innervationsvorrichtungen zuzukommen, insofern dasselbe noch ein besonderes gangliöses Associations- oder Koordinationszentrum besitzt. So wenigstens deuten AUBERT und DEHN[4] ihre Wahrnehmung, dafs Vergiftung mit Kalisalzen bei Hunden die rhythmische Synergie der Herzbewegung vernichtet, KRONECKER und SCHMEY[5] ihre Beobachtung, dafs nach Zerstörung einer umschriebenen Örtlichkeit an der unteren Grenze des oberen Dritteils der Kammerscheidewand bei Hunden und bei Kaninchen die einheitlich geordnete Thätigkeit der beiden Kammern einem regel- und wirkungslosen Wühlen und Wogen einzelner Muskelbündel Platz macht, um schliefslich ganz zu erlöschen. Erweist sich diese Auffassung auch einem erweiterten Erfahrungsgebiet der Zukunft gegenüber als stichhaltig, so wäre in der Entdeckung KRONECKERS eine neue wichtige Stütze für die VOLKMANNsche Hypothese von dem ganglionären Ursprung des Herzrhythmus gewonnen. Solange in-

---

[1] V. WITTICH, *Königsberger medicin. Jahrb.* 1858. Bd. I. p. 15.
[2] ECKHARD, *Beitr. z. Anat. u. Physiol.* Giefsen 1860. Bd. II. p. 144.
[3] H. MUNK, *Amtl. Ber. d. Versamml. deutscher Naturforscher u. Ärzte zu Speyer*, cit. nach J. BERNSTEIN, *Unters. üb. d. Erregungsvorgänge im Nerven- u. Muskelsysteme.* Heidelberg 1871. p. 218.
[4] AUBERT u. DEHN, PFLUEGERS *Arch.* 1874. Bd. IX. p. 115 (147).
[5] KRONECKER u. SCHMEY, *Stzber. d. Kgl. preufs. Akad. d. Wiss. zu Berlin.* 1884. Bd. VIII. p. 87.

dessen die vergleichende experimentell-physiologische Untersuchung des Frosch- und Säugetierherzens so lückenhaft ist, wie jetzt, kann von einer gegenseitigen Sicherung oder Ergänzung der an beiden Herzarten gesammelten Erfahrungen kaum die Rede sein. Was von Ermittelungen über die Herzen von Warmblütern vorliegt, lehrt für das ausgeschnittene Organ junger Säuger und Vögel[1], daſs man die Vorkammern vollständig abtragen kann, ohne die rhythmischen Pulsationen der Kammern aufzuheben, und in Übereinstimmung damit für das im lebenden Körper verbliebene Herz des ausgewachsenen Hundes[2], daſs nach quetschender Umschnürung der Vorkammern oberhalb der Atrioventrikularfurche, d. h. also nach völliger Zerstörung jedes nervösen Zusammenhangs zwischen ihnen und den Kammern, letztere samt den Atrioventrikularklappen und dem kleinen von der Ligatur nicht mitgefaſsten Vorhofsrest ihre rhythmischen Kontraktionen in unveränderter Kraft, wenn schon in etwas verlangsamten Tempo, fortsetzen. Die beste Aussicht auf befriedigende Ergebnisse eröffnet unzweifelhaft der erste durch v. Wittich angezeigte Weg, nicht nur, weil er einfachere technische Hilfsmittel beansprucht, sondern weil auch das ausgeschnittene Herz von jungen, noch mehr von fötalen Warmblütern über eine Lebenszähigkeit verfügt, welche derjenigen des kaltblütigen Froschherzens je nach der Frühe des Lebensstadiums mehr oder weniger nahe- oder sogar geradezu gleichkommt.[3]

Marchand[4] ist noch einen Schritt weiter gegangen und hat darzuthun versucht, daſs die Vermittelung der Atrioventrikularganglien auch dann für die Auslösung der Ventrikelsystole in Anspruch genommen wird, wenn der Anstoſs zur Bewegung durch Reizung der Atrien und nicht der Ventrikelwände selbst gegeben worden ist. Mit Hilfe des Differential-Rheotoms (Bd. I. p. 570) bestimmte er an einem durch Sinusabtragung zur Ruhe gebrachten Froschherzen die Zeit, welche verflieſst zwischen Moment der Reizapplikation und Beginn der negativen Stromesschwankung im Ventrikel. Hierbei fand sich, daſs der Anfang der letzteren regelmäſsig viel später, im Durchschnitt aus neun Versuchen um 0,403 Sek. später durch das Galvanometer signalisiert wird, wenn der erregende Reiz einen Punkt der Vorhöfe, als wenn er einen solchen der Kammer getroffen hat. Aus dem Umstande, daſs die ermittelte Zeitdifferenz viel zu erheblich ist, um durch den Zeitverbrauch gedeckt zu werden, welchen der Leitungsvorgang in Muskel- oder Nervenfasern des Herzens von der Länge des Abstandes der beiden Reizorte erfordern könnte, folgt die Anwesenheit eines besonders gearteten Leitungshemmnisses auf dem Wege der Reizwelle zwischen Vorhof und Kammer, und da bei dem Mangel eines organischen direkten Zusammenhangs zwischen Vorhofs- und Kammermuskulatur (s. o. p. 161) die Übertragung der Erregung von der einen zur andren nur durch eine Vermittelung nervöser Art erfolgen kann, so liegt allerdings nichts näher als die

---

[1] v. Wittich, *Königsberger medicin. Jahrb.* 1858. Bd. I. p. 15.

[2] Wooldridge, *Arch. f. Physiol.* 1883. p. 522. — Tigerstedt, ebenda. 1884. p. 497.

[3] v. Wittich, a. a. O. — Pflueger, Pfluegers *Arch.* 1877. Bd. XIV. p. 628. — Bischoff, ebenda. Bd. XV. p. 50.

[4] Marchand, Pfluegers *Arch.* 1878. Bd. XVII. p. 137. — Vgl. auch H. Munk, *Verhandl. d. physiol. Ges. zu Berlin, Sitzung v. 25. Febr. 1876*, u. Burdon-Sanderson, *The Journ. of Physiol.* 1882. Vol. IV. p. 327.

Annahme, dafs dieses Hemmnis in der Gruppe der Atrioventrikularganglien gegeben sei, welche demnach die vom Vorhof herabsteigenden Impulse erst in sich aufzunehmen und zu verarbeiten haben, bevor sie dieselben der Ventrikelmuskulatur übermitteln. Zur Bekräftigung dieses Schlusses sind erstens die oben citierten Versuche v. Wittichs und Eckhards heranzuziehen, vor allem aber die Beobachtung Marchands selbst, dafs sich durch eine vollständige Exstirpation der Atrioventrikularganglien dauernder Stillstand der Ventrikelpulsationen bei ununterbrochener Thätigkeit der Vorhöfe und der Sinus erzielen läfst.

Wie man sieht, hat also die genauere Analyse des Stanniusschen Grundversuchs zu einem ganz präzisen Ergebnis geführt. Wir dürfen nicht länger bezweifeln, dafs sich in jeder Herzabteilung ein nervöser Zentralapparat befindet, welcher durch seine Thätigkeit die rhythmische Arbeit derselben in Gang zu setzen vermag, dafs indessen bei der normalen Herzaktion das Vorhofszentrum primär den Anstofs dazu gibt, das Atrioventrikularganglion erst sekundär von ersterem aus in Wirksamkeit gesetzt wird. Aber mit der Sicherstellung dieser Verhältnisse ist nur ein Teil des uns beschäftigenden Problems erledigt, es bleiben die Fragen zu beantworten, wie in dem Sinusganglion der motorische Impuls, die Erregung der von ihm entspringenden Nervenfasern, zustande kommt und welches die Ursachen der rhythmischen Unterbrechung seiner Thätigkeit sind. Die frühere allgemeine Antwort, dafs wir es mit einer „automatischen“ Thätigkeit zu thun haben, kann bei dem heutigen Standpunkt der Wissenschaft nicht befriedigen. Mit dem Wort Automatie ist an sich nichts erklärt. Die Kraft, welche bei der Erregung der motorischen Nerven entwickelt wird, kann nur durch Umsetzung einer anderweitigen disponiblen Kraft gewonnen werden, und zu dieser Umsetzung mufs durch irgend ein Moment der Anstofs gegeben werden. Mit andern Worten, es mufs das Vorhandensein eines Reizes, welcher die Thätigkeit der Ganglien auslöst, vorausgesetzt und weiter ermittelt werden, ob dieser Reiz direkt auf die Ganglienzellen selbst wirkt, oder ob er zunächst auf zentripetalleitende Herznervenfasern erregend wirkt, deren Thätigkeit alsdann durch die Ganglien reflektorisch auf die motorischen Fasern übertragen wird. Als nächstes Ziel der Untersuchung wird demnach bezeichnet werden müssen die Ermittelung der Beschaffenheit des Reizes, welcher den Anstofs zu der rhythmischen Bewegung des Herzens erteilt. Die Wege, welche man einzuschlagen hat, um den gewünschten Aufschlufs zu erhalten, sind einfach anzugeben und dank den von C. Ludwig[1] eingeführten, von Kronecker[2] weiter vervollkommneten Experimentationsmethoden verhältnismäfsig leicht zu beschreiten. Man kann die gestellte Aufgabe für gelöst erachten, wenn es gelänge, diejenigen bereits im lebenden Körper vorhandenen Bedingungen zu

---

[1] C. Ludwig s. bei E. Cyon, *Arb. aus d. physiol. Anstalt zu Leipzig.* 1866. p. 77.

[2] Kronecker, *Beitr. z. Anat. u. Physiol.*, als Festgabe C. Ludwig gewidmet. I. Heft. Leipzig 1875. p. CLXXIII.

erkennen, deren Beseitigung ein Erlöschen der rhythmischen Herzaktion nach sich zieht und deren Wiederherstellung die frühere Thätigkeit von neuem hervorruft, oder auch, wenn es gelänge, durch Vermehrung gewisser schon normal gegebener physikalischer oder chemischer Agenzien die normale Herzthätigkeit zu steigern. Denn nach allem, was wir über die Natur und die Wirkung der Nervenreize in der allgemeinen Nervenphysiologie (Bd. I. p. 574 u. fg.) entwickelt haben, mufs jedem Moment, welches auf die eine oder die andre Art den Mechanismus des motorischen Herzapparats in Bewegung zu setzen vermag, die Bedeutung eines Reizmittels, im vorliegenden Falle also eines Herzreizes zugesprochen werden.

Auf dem zu zweit angeführten Versuchswege ist bisher nur ein Ergebnis mit Sicherheit zu registrieren gewesen, der mächtige, zuerst von Calliburcès[1] festgestellte, dann von Schelske[2] genauer verfolgte und endlich von E. Cyon[3] mittels eines ausgezeichneten Versuchsverfahrens unter Ludwigs Auspizien eingehend klargelegte Einflufs einer physikalischen, in jedem organischen und unorganischen Körper vorhandenen Kraft, der Wärme. Eine direkte Beobachtung dem lebenden Körper frisch entnommener Froschherzen lehrt ohne weiteres, dafs Erwärmung derselben die Frequenz der Pulsationen erheblich zu steigern vermag (Calliburcès). In einem Falle, welchen wir der Abhandlung E. Cyons entlehnen, sah man die Zahl der Herzschläge von 21 in 40 Sek. bis auf 109 in der gleichen Zeiteinheit zunehmen, während die Temperatur von 19° C. bis auf 30° C. anwuchs. Ferner läfst sich ohne besonders komplizierte Hilfsmittel auch leicht das Vorhandensein einer oberen und einer unteren Temperaturgrenze (Schelske) bestätigen, bei welcher die Pulsationen gänzlich aufhören und diastolische Herzruhe eintritt. Die erstere liegt zwischen 36° und 40° C., die letztere zwischen 0° und 4° C. Rückkehr zu den mittleren Temperaturgraden ruft die verschwundenen Herzpulsationen von neuem hervor, zum Zeichen, dafs die genannten Grenztemperaturen nur ein Hemmnis für die Entstehung der motorischen Reizimpulse bilden, nicht aber die Lebensfähigkeit des motorischen Apparats vernichten.

Zur Feststellung des bisher gesagten genügt, wie bemerkt, die blofse Betrachtung eines unter verschiedene Wärmeverhältnisse gebrachten ausgeschnittenen Froschherzens. Ein tieferes Eindringen in die Natur der geschilderten Wärmewirkungen ist indessen nur von einer ausreichend genauen Mafsbestimmung der letzteren zu erwarten, und diese nur möglich, wenn man den in rhythmischer Thätigkeit begriffenen Herzmuskel zu seiner naturgemäfsen Arbeitsleistung nötigt. Das Versuchsverfahren, welches der eben aufgestellten Forderung

---

[1] Calliburcès s. bei Cl. Bernard, *Leçons sur la physiol. et la pathol. du système nerveux.* Paris 1858. Bd. II. p. 395.

[2] Schelske, *Über d. Veränderungen d. Erregbarkeit durch die Wärme.* Heidelberg 1860. p. 17.

[3] E. Cyon, *Arb. aus d. physiol. Anstalt zu Leipzig.* Jahrg. 1866. p. 77.

genügt, ist von C. Ludwig ersonnen und unter seiner Leitung zuerst von E. Cyon in Ausführung gebracht worden. Dasselbe besteht darin, die arteriellen und venösen Gefäfsstümpfe des exstirpierten Froschherzens durch ein geschlossenes, mit Kaninchenblutserum gefülltes System von Glasröhren untereinander zu verbinden und die Druckschwankungen, welche in diesem künstlichen Kreislauf durch das arbeitende Herz hervorgerufen werden, mittels eines eingeschalteten Manometers nach kymographischen Methoden zu verzeichnen. Die ganze Reihe von Thatsachen, welche von Cyon auf dem beschriebenem Wege zutage gefördert sind, zur Sprache zu bringen, ist hier nicht der Ort; die uns gegenwärtig leitende Absicht ist erreicht durch die Betonung eines einzigen wichtigen Ergebnisses der Cyonschen Untersuchungen, der Thatsache nämlich, dafs ein von 0° an erwärmtes Froschherz nicht nur schneller und schneller pulsiert, sondern dafs bis zu einer gewissen Temperaturgrenze (10° bis 15° C.) hin der Umfang der aufeinanderfolgenden Herzkontraktionen trotz gesteigerter Frequenz die ursprüngliche Gröfse beibehält.[1] Es folgt hieraus, dafs die Wärmezufuhr innerhalb gewisser Grenzen die Arbeitsleistung des Herzens vermehrt. Unter dem Einflusse der in heftigere Wärmeschwingungen geratenen Moleküle der Herzganglien wird also nicht etwa die unverändert gebliebene Summe der in letzteren entstehenden motorischen Reizimpulse in kleinere Portionen zerspalten zur Auslösung frequenterer, aber gleichzeitig schwächerer Herzschläge verwandt, sondern der Gesamtbetrag der freiwerdenden nervösen Spannkräfte erfährt thatsächlich einen namhaften Zuwachs, d. h. die Molekularschwingungen der Wärmebewegung sind mindestens innerhalb bestimmter Grenzen als ein echtes Reizmittel des motorischen Herzapparats anzusehen, und dies ist es eben, was wir beweisen wollten.

Das Prinzip, durch künstliche Vermehrung normal vorhandener Agenzien die Natur des hypothetischen Herzreizes klar zu legen, hat ferner auch L. Traube[2] bei seinen Versuchen befolgt und das Ergebnis derselben dahin zusammengefafst, dafs die Kohlensäure des Blutes das reizende Agens für das motorische Herznervensystem sei. So verdienstvoll seine Beobachtungen waren und in andern Rücksichten noch sind, so wenig kann gegenwärtig die Irrtümlichkeit des aus ihnen gezogenen Schlusses bezweifelt werden. Denn einerseits betreffen alle seine Experimente Herzen, welche im Tierkörper belassen in ungestörter nervöser Verbindung mit Hirn und Rückenmark verharrten; es läfst sich folglich gar nicht sagen, ob die bei Kohlensäurevergiftung von ihm wahrgenommenen Veränderungen des Herzschlags von dem peripheren Ganglienapparat oder von den grofsen Nervenzentren ihren Ausgang nahmen; anderseits galt ihm noch als Zeichen der gesteigerten oder verminderten Herzarbeit der höhere, beziehungsweise niedrigere Stand des arteriellen Blutdrucks; letzterer wird aber, wie bekannt, keineswegs ausschliefslich durch die Thätigkeit

---

[1] E. Cyon, a. a. O. p. 99.

[2] L. Traube, *Allgem. medicin. Centralzeitung.* 1852. No. 25 u. 93; *Ctrbl. f. d. medicin. Wiss.* 1863. No. 4 u. 5; *Deutsche Klinik.* 1862. No. 15, u. 1863. No. 15; *Allgem. medicin. Centralzeitung.* 1863. No. 9, 97, 98 u. 99, 1864. No. 20 u. 42; *Berlin. klin. Wochenschr.* 1864. No. 22.

des Herzens bestimmt, sondern hängt sehr wesentlich von der höchst veränderlichen, namentlich auch nervösen Einflüssen unterworfenen Weite der Gefäfsbahnen ab, kann also unter keinen Umständen für ein sicheres Mafsmittel der jeweiligen Herzenergie gelten. Endlich erheben sich aber auch gegen die TRAUBEsche Hypothese die thatsächlichen Ergebnisse vorwurfsfreier Versuche. E. CYON[1] hat nach der oben besprochenen LUDWIGschen Methode festgestellt, dafs ein mit Kohlensäure überladenes Blutserum zwar die Vagusenden erregt und dadurch diastolischen Herzstillstand erzeugt, auf die motorischen Zentren des Herzens aber keine nachweisbare Reizwirkung ausübt. Denn wird die Füllungsflüssigkeit des Herzens aufser mit Kohlensäure auch noch mit einem Zusatz von Curare versehen, welches die periphere Ausbreitung der Vagi vollständig lähmt, so tritt jetzt nicht etwa eine durch die Reizung der letzteren zuvor verdeckt gewesene Steigerung der Herzbewegung zutage; im Gegenteil ist nur eine schnell zunehmende Abschwächung des Herzschlags zu konstatieren. Es läge hiernach sehr nahe, der Kohlensäure in vollkommenem Widerspruch mit TRAUBE eine lähmende Wirkung auf die excitomotorischen Herzzentren zuzusprechen[2], wenn CYON nicht nachgewiesen hätte, dafs die Bewegungslosigkeit des curarisierten Herzens weniger auf Rechnung der Anwesenheit dieses Gases, als vielmehr auf Rechnung des gleichzeitigen Sauerstoffmangels kommt, daher bei hinreichender Sauerstoffzufuhr dem alten rhythmischen Spiele aufs neue Platz macht. Es scheint demnach, als ob sich die Kohlensäure in weiten Grenzen gegen die motorischen Herzzentren indifferent verhält.

Der zweite Weg, durch Ausschliefsung und darauf folgende Wiederherstellung normal vorhandener Lebensbedingungen die Natur des Herzreizes zu ermitteln, lag angebahnt in der alten Lehre HALLERS, welche dem Blute die Bedeutung eines solchen zuerkannte. Eine strengere Fassung indessen und vor allem eine bestimmte experimentelle Basis erhielt diese Anschauung erst durch GOLTZ.[3] In sehr entschiedener Weise wurde von ihm das die Ganglienzellen des Herzens umspülende gashaltige Blut oder der von letzterem stammende Parenchymsaft als die eigentliche Quelle der Herzthätigkeit erklärt, als das wirksame Agens desselben aber nicht, wie von TRAUBE irrtümlich geschehen, die Kohlensäure, sondern der Sauerstoff genannt, und drittens auch noch die freie Bewegung der Ernährungsflüssigkeit in der Herzwand als ein notwendiger Faktor für das Zustandekommen der Herzbewegung herangezogen, alles dies auf Grund wohlüberdachter Experimente. GOLTZ fand, dafs das Herz von verbluteten Fröschen, wenn es von der Aorta aus nachträglich noch mit Wasser ausgespritzt war, seine rhythmischen Kontraktionen einstellte und auch auf direkte Reizung träg reagierte; blieb es im Körper, so traten die Pulsationen wieder ein, wenn allmählich aus den Venen wieder etwas Blut in die Vorhöfe gelangte. Liefs er das Herz eines lebenden Frosches sein Blut in eine der Aorta eingebundene Kanüle pumpen und trieb dann das Blut mit Gewalt in das Herz zurück, so erfolgte eine anhaltende kräftige Kontraktion des Ventrikels, ein Tetanus desselben, wie GOLTZ

[1] E. CYON, *Cpt. rend.* 1867. T. LXIV. p. 1049.
[2] KLUG, *Arch. f. Physiol.* 1883. p. 134 (140).
[3] GOLTZ, *Arch. f. pathol. Anat.* 1861. Bd. XXI. p. 191, 1862. Bd. XXIII. p. 487.

meinte. Dafs es auf die freie Bewegung der Ernährungsflüssigkeit in der Herzwand ankomme, schlofs GOLTZ aus dem Umstand, dafs das mit Blut überfüllte abgeschnürte Herz nicht fortpulsiert, und aus einigen andern Versuchen, deren Erörterung uns hier zu weit führen würde. GOLTZ hat dieser Anschauung noch die weitere Hypothese hinzugefügt, dafs vielleicht die Ursache der rhythmischen Herzaktion darin zu suchen sei, dafs durch jede Zusammenziehung der Herzmuskeln der Blutreiz von den Herzganglien weggedrückt werde. Alle diese Versuche bestätigen freilich wohl die Notwendigkeit des Blutes für das Stattfinden der Herzbewegung überhaupt, aber ein tieferes Eindringen in die Beschaffenheit der Stoffe, unter deren Einflufs die Auslösung der Herzmechanik erfolgt, gestatten sie nicht. Unklar bleibt ferner, ob das Blut oder einzelne Bestandteile desselben wirklich nach Art eines Nerven- oder Muskelreizes die erregbare Substanz der Herzwandungen angreift, oder ob es vermöge seiner Bedeutung als ernährendes Medium nur das Substrat liefert und unterhält, welches den Gegenstand eines vielleicht von anderswoher kommenden Reizes bildet. Zur Erledigung dieser Fragen bedarf es einer präziseren Versuchsmethode, wie sie von LUDWIG ersonnen, von E. CYON zuerst in Ausführung gebracht, durch BOWDITCH, LUCIANI und KRONECKER[1] zu immer gröfserer Vollendung ausgearbeitet wurde. Der erste wichtige Schritt war gethan, als man in der 0,6prozentigen Kochsalzlösung eine Flüssigkeit kennen gelernt hatte, mit welcher das rückständige Blut aus dem isolierten Froschherzen ausgewaschen werden konnte, ohne die Lebensfähigkeit des letzteren zu schädigen. Das Zeichen für die absolute Reinigung seiner Höhlen gibt das Herz selbst; kurze Zeit, nachdem die letzten Blutzellen entfernt sind, steht dasselbe in Diastole still und verharrt sogar dann noch in unveränderter Ruhe, wenn es von maximalen elektrischen Reizungen getroffen wird.[2] Leitet man nunmehr aber dem erschlafften Organ sauerstoffhaltige Blutflüssigkeit (bluthaltige Kochsalzlösung, 1 Tl. Blut, 2 Tle. 0,6prozentige Kochsalzlösung) zu, so nimmt es alsbald seine gewohnte Thätigkeit mit frischen Kräften auf, zum Beweise dafür, dafs sein früherer reaktionsloser Zustand nur ein Scheintod war. Die Methode, deren man sich zu bedienen hat, um die oben gestellten Fragen einer befriedigenden Beantwortung entgegenzuführen, ergibt sich hiernach von selbst. Sie wird offenbar darin bestehen müssen, ausgeschnittene Froschherzen mit 0,6prozentiger Kochsalzlösung bis zum Erlöschen der Pulsationen zu durchspülen und sodann der bis dahin benutzten indifferenten Flüssigkeit normale Blutbestandteile von bekannter chemischer Beschaffenheit beizumischen. Es wird sich dann jedenfalls zeigen

---

[1] E. CYON, *Arb. aus d. physiol. Anstalt zu Leipzig.* 1866. p. 77. — BOWDITCH, ebenda. 1871. p. 75. — LUCIANI, ebenda. 1872. p. 113. — KRONECKER, *Beitr. zur Anat. u. Physiol.* Festgabe an C. LUDWIG von seinen Schülern. Leipzig 1875. p. CLXXIII.

[2] KRONECKER, a. a. O. p. CC.

müssen, welche von den letzteren das Herz aus seinem Schlummer zu erwecken vermögen, und mit der sicheren Erkenntnis der in Betracht zu ziehenden Stoffe wird auch die Möglichkeit gegeben sein, sich über die Natur ihrer Wirkung zu äufsern und zu einigen. Die Richtung, welche man bei der Durchführung der beschriebenen Durchspülungsmethode wenigstens zunächst im Auge zu behalten hat, ist durch eine unter LUDWIGS Auspizien entstandene Arbeit von MERUNOWICZ[1] vorgezeichnet worden. Das Ergebnis der letzteren war, dafs die abgeschnürte, bewegungslose Ventrikelspitze eines Froschherzens nach Ablauf eines kürzeren oder längeren Zeitintervalls rhythmisch zu pulsieren beginnt, sobald man durch die Höhlung desselben eine die Aschenbestandteile des Kaninchenblutserums in normalen Prozentverhältnissen enthaltende wässerige Lösung in gleichmäfsigem Strome hindurchleitet. Ohne zu übersehen, dafs der normale Blutstrom auf die ihrer nervösen Verbindung mit den Vorhöfen beraubte Ventrikelspitze keine ähnlichen Wirkungen ausübt (vgl. p. 161), dafs der vorliegende Fall also eine entschieden regelwidrige Erscheinung darstellt, wird den Untersuchungen von MERUNOWICZ doch niemals das grofse Verdienst abzusprechen sein, der Erforschung des im Blute vermuteten Herzreizes ein deutlich erkennbares und vor allem ein erreichbares Ziel gesteckt zu haben. Es hat denn auch nicht lange gewährt, bis die neu eröffneten Bahnen betreten wurden. In engem Anschlufs an MERUNOWICZ hat GAULE[2] nicht mehr für die Ventrikelspitze allein, sondern für das Gesamtherz des Frosches gezeigt, dafs der erregende Stoff der Serumasche das freie Alkali desselben sei und demgemäfs schon ein minimaler Zusatz von Natron genüge, um das durch Ausspülung mit 0,6prozentiger Kochsalzlösung zur Ruhe gebrachte Herz zu erneuter Thätigkeit anzuregen. Die auch unter diesen Umständen selbstverständlich nicht ausbleibende Erschöpfung beruht einesteils auf Absättigung des Alkali durch die Säurebildung im arbeitenden Herzen, andernteils auf einer gleichzeitigen Auswaschung von Albuminkörpern aus den Herzwandungen. Während daher die aus dem ersteren Grunde sich entwickelnde Ermüdung durch Ersatz des verbrauchten Alkali zu heben sei, lasse sich die aus dem zweiterwähnten Umstande hervorgegangene durch Zufuhr von Eiweifskörpern beseitigen. Unter letzteren hat GAULE ausschliefslich die Peptone in Gebrauch gezogen und von belebendem Einflufs befunden, KRONECKER[3] dagegen bewiesen, dafs es überhaupt nur einen einzigen Eiweifskörper gibt, welcher das Herz schlagfähig zu erhalten imstande ist, das im Blute immer reichlich vertretene Serumalbumin. Es arbeitet hiernach also das Herz auf Kosten eines Vorrats von

[1] MERUNOWICZ, *Arb. aus d. physiol. Anstalt zu Leipzig.* 1875. p. 132.
[2] GAULE, *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1878. p. 291.
[3] KRONECKER, *Deutsche medicin. Wochenschr.* 1882. No. 19.

prägnantesten Ausdruck in der Unfähigkeit des Herzens zu einem Tetanus, wie ihn die gestreiften Skelettmuskeln unter den früher (Bd. II. p. 72) besprochenen Bedingungen entwickeln. Was man als Herztetanus bezeichnet hat, verdient diesen Namen keineswegs, sondern ist entweder, wie z. B. die andauernde Systole, welche GOLTZ nach kräftiger Dehnung des Ventrikels durch Eintreiben von arteriellem Blute (s. o. p. 173) beobachtet hat, nur als eine einfache das gewohnte Zeitmaſs überschreitende Kontraktion anzusehen[1], oder, wie der vermeintliche Tetanus nach Vergiftung mit Digitalin, Digitoxin, Antiarin u. a. Alkaloiden, ein Schrumpfungsprozeſs, welcher nichts mit dem physiologischen Verkürzungsvorgange zu schaffen hat.[2]

Zu welchen Schlüssen die mitgeteilten wichtigen Befunde nötigen, bedarf keiner langen Erörterung. Unter der Voraussetzung, daſs den Muskelfasern des Herzens eine eigne Irritabilität innewohnt, lehren sie in letzteren die Existenz von Einrichtungen kennen, durch welche selbst absolut kontinuierliche Reize in diskontinuierlicher Form beantwortet werden müſsten. Dagegen sagen sie nichts über den Erregungsvorgang in den Ganglienapparaten des Herzens aus, können also, wie wir STIÉNON[3] gegenüber betonen möchten, auch weder für noch gegen die Annahme rhythmischer von denselben ausgehender Reizimpulse ins Gewicht fallen. Es muſs vielmehr dahingestellt bleiben, ob der Thätigkeitszustand jener nervösen Apparate, deren wesentliche Beteiligung bei jeder normalen Herzaktion auſser Frage scheint, den Charakter der Kontinuität oder der Diskontinuität trägt, und ebenso ferner, ob derselbe von den im Blute vorhandenen Reizstoffen in den Ganglienzellen direkt oder reflektorisch auf der Bahn besonderer in den Herzwandungen enthaltener Nervenfasern ausgelöst wird. Ganz absehen zu müssen glauben wir auch von der Beantwortung der weiteren Frage, ob die von den Ganglien entsandten Anstöſse nur wenige beschränkte Muskelfibrillen des Herzens treffen, um von diesen erst intramuskulär ohne nervöse Vermittelung von einem Muskelelement zum andren allseitig fortgepflanzt zu werden (A. FICK, TH. W. ENGELMANN)[4], oder ob für jedes Muskelelement des Herzens eine besondere Nervenfaser existiert, welche dasselbe mit dem Erregungsapparat der Ganglien leitend verbindet.

Wir dürfen diesen Abschnitt unsrer Darstellung nicht verlassen, ohne hinsichtlich des Herztetanus auf folgende Punkte aufmerksam gemacht zu haben. Bestimmte Angaben über die Unmöglichkeit eines solchen finden sich bei HOFFA und LUDWIG, sodann bei EINBRODT, dessen Untersuchungen unter LUDWIGS Leitung ausgeführt wurden, und bei ECKHARD. Dagegen behaupteten R. HEIDENHAIN, GOLTZ, CYON u. a., der erstere durch elektrische Reizung, der zweite

[1] Vgl. KRONECKER. *Beitr. zur Anat. u. Physiol.*, C. LUDWIG als Festgabe von seinen Schülern. Leipzig 1875. p. CLXXXIII u. CLXXXV.

[2] Vgl. SCHMIEDEBERG, ebenda. p. CLXXII. — ROSSBACH, *Verhandl. d. Würzburger phys.-medicin. Ges.* N. F. 1874. Bd. V. p. 189.

[3] STIÉNON, *Arch. f. Physiol.* 1878. p. 267.

[4] TH. W. ENGELMANN, PFLUEGERS *Arch.* 1875. Bd. XI. p. 465.

durch mechanische, der dritte auf thermischem Wege einen wahren Herztetanus erzielt zu haben. Wie KRONECKER indessen mit Recht hervorgehoben hat, fehlt allen bisher als Herztetanus bezeichneten Erscheinungen das charakteristische Merkmal des echten Tetanus, die Möglichkeit der Zerlegung in eine mehrfache Zahl von Einzelzuckungen. Sie können sämtlich schon deshalb nicht aus einer Summation von Einzelzuckungen hervorgegangen sein, weil der Ventrikel während ihrer Dauer höchstens nur ebenso stark wie während einer einfachen Systole zusammengezogen ist.[1]

Von der Zergliederung der anatomischen und physiologischen Bedingungen, welche für die Bewegung des isolierten Herzens von maſsgebender Bedeutung sind, kehren wir jetzt wieder zu dem Ausgangspunkte unsrer Betrachtung der Herzthätigkeit, zu der Frage zurück, wie die Hemmungswirkung des erregten Vagus zustande kommt, müssen jedoch gleich zum voraus bemerken, daſs eine befriedigende Antwort zur Zeit nicht erwartet werden darf. Alles, was wir zu bieten vermögen, hat nur den Wert einer Hypothese, welche die vorliegende Thatsache mehr umschreibt als erklärt, und überdies nicht einmal anatomisch sicher begründet ist. Das Fundament derselben bildet die Annahme einer Verbindung der Vagusfasern mit den Ganglienzellen des motorischen Herzzentrums, den Inhalt derselben die Vorstellung, daſs der erregte Vagus die Thätigkeit der mit ihm irgendwie zusammenhängenden Ganglienzellen durch Entwickelung molekularer Widerstände erschwert oder selbst unterdrückt.[2] Da wir gesehen haben, daſs der Rhythmus der Herzbewegung auf die normale Anwesenheit solcher Widerstände im Herzen hinweist, so lieſse sich der letzte Satz auch dahin ausdrücken, daſs der erregte Vagus die schon vorhandenen Molekularhemmungen verstärkt; nur muſs bei dieser Fassung der Hypothese dann auch hinzugefügt werden, daſs nicht die in den Muskelfasern des Herzens nachgewiesenen Hemmungsmechanismen gemeint sind, sondern die in den Ganglienzellen vermuteten. Wie wenig hiermit über die Natur des Hemmungsvorgangs ausgesagt ist, leuchtet von selbst ein. Nichtsdestoweniger wird man sich voraussichtlich noch lange Zeit mit der erteilten kümmerlichen Auskunft zu begnügen und bis dahin vollauf zu thun haben, die den Herzganglien zuerteilte Vermittlerrolle zwischen Vagus und Herz ihres hypothetischen Gewandes mehr und mehr zu entkleiden. Für jetzt spricht zu gunsten derselben nur ein einziger Grund von rein negativem Charakter und daher von beschränktem Werte, der absolute Mangel eines Nachweises, daſs bei der Hemmungswirkung des

---

[1] HOFFA u. LUDWIG, *Ztschr. f. rat. Med.* 1850. Bd. IX. p. 129. — EINBRODT, *Wiener Sitzber.* Math.-natw. Cl. 1859. Bd. XXXVIII. p. 345. — C. LUDWIG, *Lehrb. d. Physiol.* 2. Aufl. 1861. Bd. II. p. 91 u. 92. — ECKHARD, *Beitr. z. Anat. u. Physiol.* Gieſsen 1859. Bd. I. p. 155, u. Bd. II. p. 151. — R. HEIDENHAIN, *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1858. p. 479. — GOLTZ, *Arch. f. pathol. Anat.* 1868. Bd. XXIII. p. 493. — E. CYON, *Cpt. rend.* 1867. T. LXIV. p. 1049. — S. MAYER, *Wiener Sitzber.* Math.-natw. Cl. 3. Abth. 1873. Bd. LXVIII. p. 74. — KRONECKER, *Beitr. zur Anat. u. Physiol.*, C. LUDWIG als Festgabe etc. Leipzig 1875. p. CLXXXV.

[2] VOLKMANN, *Haemodynamik.* Leipzig 1850. p. 407. — COATS, *Arb. aus d. physiol. Anst. zu Leipzig.* 1869. p. 199.

erregten Vagus eine direkte Beeinflussung der Herzmuskulatur stattfinde. Denkbar wäre eine solche allerdings. Denn warum sollten die Molekularhemmungen, durch welche die Herzmuskeln aus dem erregten Zustande in den ruhenden unerregbaren übergeführt werden, nicht unter der Herrschaft eines besonderen Nerven stehen können? Tritt doch auf unmittelbare mechanische, chemische oder elektrische Reizung des systolisch kontrahierten Herzmuskels am Orte der Reizung sofortige Erschlaffung ein, und was durch Reizung zu erzielen geht, kann auch durch die nach Art eines Reizes wirksame Thätigkeit eines Nerven herbeigeführt werden.[1] Solange wir aber genötigt sind, in den Sinusganglien die wesentlichen Erregungsquellen der automatischen Herzthätigkeit zu erblicken, und solange man ferner Analogien einen Wert für die Auffassung organischer Verhältnisse beimessen darf, so lange wird man berechtigt sein, jeden Versuch, die hier befürwortete Theorie der Vaguswirkung auf das Herz durch eine andre zu ersetzen, als verfehlt zu bezeichnen. Analoge Vorgänge, bei welchen eine Bewegungshemmung durch Vermittelung nervöser Zentralapparate erfolgt, gibt es aber mehrere, und unter ihnen einen, dessen innige Verwandtschaft mit dem uns beschäftigenden speziellen Falle keinem ernstlichen Zweifel ausgesetzt sein kann. Wir meinen die rhythmischen Bewegungen der Lymphherzen[2] vieler Amphibien, namentlich der Frösche, Bewegungen, welche nach Zerstörung bestimmter Rückenmarksabschnitte erlöschen, womit erwiesen ist, daſs sie von nervösen Zentralapparaten ihren Ausgang nehmen, und welche durch Erregung sensibler Nerven auf dem Wege des Reflexes von eben diesen Zentralstellen aus zeitweilig gehemmt werden, womit gezeigt ist, daſs die diastolische Ruhe eines dem Blutherzen in allen wichtigen Punkten ähnlich funktionierenden Organs durch eine unmittelbare Beeinflussung seiner ganglionären Erregungsapparate hergestellt wird.

Es hat eine Zeitlang die Neigung bestanden, die Vaguswirkung auf das Herz als eine Interferenzerscheinung zu deuten, bei welcher die eignen Erregungswellen der motorischen Ganglienapparate von neuen durch die Vagusreizung in ihnen hervorgerufenen unterdrückt würden. Die Grundlage zu dieser Anschauung schien in gewissen Beobachtungen von Wundt und von Schelske gegeben, welche beweisen sollten, daſs der Vagus unter Umständen, welche geeignet waren, die erstere Art von Erregungswellen zu schwächen oder ganz zu beseitigen, entgegengesetzt seiner gewohnten Hemmungswirkung die Funktion eines motorischen Nerven annehmen könne.[3] So hatte Wundt behauptet, daſs

---

[1] Rossbach, *Verhandl. d. phys.-med. Ges. in Würzburg.* N. F. 1873. Bd. V. p. 183; Pfluegers *Arch.* 1881. Bd. XXV. p. 181. — H. Aubert, ebenda. Bd. XXIV. p. 358.

[2] Volkmann, *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1844. p. 419. — R. Heidenhain, *Disquisitiones de nervis organisque centralib. cordis.* Berolini 1854. — Goltz, *Ctrlbl. f. d. med. Wiss.* 1863. No. 2 u. 32. — Waldeyer, in *Stud. d. physiol. Instituts zu Breslau.* Herausgeg. v. R. Heidenhain. Heft 3. Leipzig 1865. p. 71.

[3] Vgl. Wundt, *Verhandl. d. naturhistor. med. Vereins zu Heidelberg.* 1860. — Schelske, *Über d. Veränderungen d. Erregbarkeit d. Nerven durch d. Wärme.* Heidelberg 1860. — Schiff, Moleschotts *Unters. z. Naturl.* 1870. Bd. X. p. 116. — C. E. E. Hoffmann, *Beitr. z. Anat. u. Physiol. d. n. vagus bei Fischen.* Gieſsen 1860. — M. Schiff, Pfluegers *Arch.* 1878. Bd. XVIII. p. 198.

nach Curarevergiftung Reizung des Vagusstammes die Herzbewegungen beschleunige, und SCHELSKE bei seinen früher erwähnten thermischen Versuchen am Froschherzen sogar gefunden, dafs Vagusreizung selbst dann Herzbewegungen auslöse, wenn das pulsierende Organ durch gewisse höhere Temperaturgrade (28° bis 35° C.) zum diastolischen Stillstand gebracht worden wäre. Nichtsdestoweniger dürfen wir aber von einer Diskussion der Interferenzhypothese gänzlich absehen, weil die Thatsachen, auf welche dieselbe begründet werden könnte und welche wir eben angeführt haben, zwar an und für sich selbst richtig sind, aber durchaus anders gedeutet werden müssen. Es ist ganz unbestreitbar, dafs starke Vagusreizungen unter den von WUNDT und SCHELSKE bezeichneten Verhältnissen den Eintritt neuer Herzbewegungen begünstigen können. Die Ursache der Erscheinung liegt aber nicht da, wo sie von beiden Beobachtern gesucht wurde. Nicht der Erregungszustand des Vagus ist die Veranlassung der gesteigerten oder neu erwachenden Herzthätigkeit, sondern der elektrische Reiz selbst, welcher in das ungenügend isolierte Herz auf Nebenwegen einbricht und die excitomotorischen Zentren desselben direkt erregt.[1] Aufserdem wären Versuche dieser Art aber auch nach einer andren Richtung noch angreifbar. Der Froschvagus enthält in seinem peripheren Verlauf neben den eigentlichen Hemmungsfasern noch sympathische von gerade entgegengesetzter Funktion, welche den Herzschlag beschleunigen (s. u.). Beginnt ein irgendwie zur Ruhe gebrachtes Herz also auf Vagusreizung wiederum zu schlagen, so ist die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, dafs die Wiederkehr der Pulsationen statt von den erregten Hemmungs-, von den erregten Beschleunigungsnerven herbeigeführt wurde. Pafst diese Deutung auch voraussichtlich in keiner Beziehung auf den vorhin erwähnten Fall von thermischer Herzlähmung, so gehört doch sehr wahrscheinlich in ihren Bereich die wichtige Beobachtung GASKELLS[2], nach welcher die erloschenen Pulsationen eines in der Atrioventrikularfurche durch allmähliches Anziehen einer Mikrometerschraube komprimierten Ventrikels auf kurzdauernde Reizung des Vagus jedesmal wiederkehren und eine Zeitlang in Übereinstimmung mit dem Rhythmus der unversehrten Sinus und Vorhöfe zu schlagen fortfahren. Hier haben wir wohl unzweifelhaft eine Wirkung der den Herzschlag befördernden Beschleunigungsnerven vor uns, bei welcher eine unvollständige Drucklähmung der Atrioventrikularganglien auf irgendwelche noch unbekannte Art zeitweise kompensiert wurde.

Von anderweitigen Befunden, welche Anknüpfungspunkte für eine Vervollkommnung unsrer Kenntnisse auf dem Gebiete der Vaguswirkung gewähren dürften, erwähnen wir folgende. Interessante Versuche von ECKHARD, welche MARCHAND bestätigt fand, haben gelehrt, dafs man beide zum Ventrikel herabsteigende Scheidewandäste des Froschvagus durchschneiden kann, ohne damit die Möglichkeit zu beseitigen, durch Reizung des Vagusstammes vor seinem Eintritt in das Herz alle Abschnitte des letzteren, Vorhof sowohl als auch Ventrikel, zum diastolischen Stillstand zu bringen.[3] Die wahrscheinlichste Erklärung für diese Thatsache ist wohl darin zu suchen, dafs das hauptsächliche Erregungszentrum, die Sinusganglien, seine motorischen Fasern auf noch andern Bahnen als längs der Vorhofsscheidewand zu den Ventrikelganglien entsendet, ihre Beruhigung durch den Vagus also nach wie vor nicht blofs Diastole der Atrien und der Sinus, sondern auch des Ventrikels bewerkstelligen mufs.

Erwähnung verdienen ferner die Beobachtungen von CZERMAK und PIOTROWSKY, welche an ausgeschnittenen Kaninchenherzen feststellten, dafs die Schlagzahl derselben bis zum Tode mit dem Erregungszustande wechselt, welchen die Vagi im Augenblicke der Exstirpation des Herzens besafsen: am gröfsten

---

[1] Vgl. ECKHARD, *Physiol. d. Nervensyst.* 1867. p. 201. — E. CYON, *Arb. aus d. physiol. Anst. z. Leipzig.* 1866. p. 125. — A. B. MEYER, *Das Hemmungsnervensyst. d. Herzens.* Berlin 1869. p. 14. — HEIDENHAIN, PFLUEGERS *Arch.* 1882. Bd. XXVIII. p. 383 (395).

[2] GASKELL, *Philosophical Transactions.* 1882. Part. III. p. 993 (1015).

[3] ECKHARD, *Beitr. z. Anat. u. Physiol.* Giefsen 1876. Bd. VII. p. 191. — MARCHAND, PFLUEGERS *Arch.* 1878. Bd. XVII. p. 149.

ist, wenn die Vagi unmittelbar vor der Tötung des Tieres gereizt worden waren, kleiner, wenn man jede Reizung unterlassen hatte, am kleinsten, wenn beide Vagi bereits einige Zeit vor der Tötung durchschnitten gewesen waren. Nach Coats hätte man diese Erfahrungen auf einen Erholungsvorgang zu beziehen, welcher während der Hemmungswirkung des Vagus in dem ruhenden Herzen Platz greift und den Vorrat von Spannkräften steigert, auf dessen Kosten das ausgeschnittene Organ arbeitet.[1] Direkte Versuche, aus welchen hervorgeht, dafs der Vagusreizung nach Ablauf ihrer hemmenden Wirkung eine entgegengesetzte nachfolgt, bei welcher insbesondere die Kraft jeder einzelnen Herzkontraktion einen Zuwachs erfährt, kennen wir durch Gaskell und Heidenhain.[2] Gaskells Ansicht, dafs es sich hierbei um eine unmittelbare erregbarkeitsteigernde Beeinflussung der Herzmuskulatur von seiten der Vagi und zwar von seiten der in ihnen enthaltenen Beschleunigungsnerven handelt, registrieren wir hier nur, ohne ihr jedoch beizutreten.

Weiterhin haben wir eine Reihe von Giften kennen gelernt, von welchen die einen, wie z. B. das aus der Calabarbohne dargestellte Physostigmin[3], das aus dem Fliegenschwamm isolierte Muskarin[4], aufserdem das Eserin, das Nikotin[5] u. a. m. gewisse freilich bei den verschiedenen Giften nicht immer gleiche Abschnitte der peripheren Vagusausbreitung reizen und dadurch Verlangsamung, ja sogar Stillstand der Herzbewegung erzeugen, andre, wie z. B. das Atropin[6], das Curare[7], die Herzenden der Vagi lähmen und daher umgekehrt die Herzschläge beschleunigen. Noch andre Gifte beeinflussen die Muskulatur des Herzens, bringen sie zur Schrumpfung und lähmen gleichzeitig wohl auch das motorische Erregungszentrum. Es gehören hierher das Extrakt der Tanghinia venenifera[8], die Alkaloide der Digitalis, das Digitalin, Digitaleïn und Digitoxin[9], aufserdem das Antiarin[10], das Kombigift[11] u. s. w. Ohne jede Gerinnungswirkung führt Beträufelung des ausgeschnittenen Froschherzens mit 1—2prozentiger Kokainlösung[12] zuerst Verlangsamung, dann Erlöschen der Pulsationen herbei. Noch andre Substanzen endlich erregen die Muskulatur des Herzens und veranlassen dieselbe zur rhythmischen Zusammenziehung; wir nennen hier das Delphinin.[13] Ob die Kohlensäure des Blutes, wie E. Cyon[14] will, die Vagusenden zu reizen vermag, scheint uns zweifelhaft, da die stärkste Kohlensäureintoxikation bei schwach curarisierten Kaninchen nur bei undurchschnittenen, niemals aber

---

[1] Czermak u. Piotrowsky, *Wiener Stzber.* Math.-natw. Cl. 1857. Bd. XXV. p. 431; Moleschotts *Unters. z. Naturl.* 1857. Bd. V. p. 99, u. Czermaks *Gesammelte Schriften.* Leipzig 1879. Bd. I. Abth. I. p. 455. — Coats, *Arb. a. d. physiol. Anst. z. Leipzig.* 1869. p. 188.

[2] Gaskell, *Proceedings of the Royal Society.* 1881/82. Vol. XXXIII. p. 199; *Philosoph. Transact.* 1882. Part. III. p. 993 (1015); *The Journ. of Physiol.* 1883/84. Vol. IV. p. 43 (104), 1884. Vol. V. p. 1; *Proceedings of the Physiol. Society.* Oxford 1885. June 7. p. XIII. — Heidenhain, Pfluegers *Arch.* 1882. Bd. XXVII. p. 383 (396).

[3] v. Bezold, *Unters. a. d. physiol. Laborat. in Würzburg.* Bd. II., herausgegeben von Gscheidlen. Leipzig 1869. Vgl. daselbst d. Abhdl. von Arnstein u. Sutschinski p. 81, u. von Gscheidlen p. 263. — Harnack, *Arch. f. exper. Pathol. u. Pharmakol.* 1874. Bd. II. p. 307.

[4] Schmiedeberg, *Das Muscarin, das giftige Alkaloid des Fliegenpilzes.* Leipzig 1869, u. *Arb. a. d. physiol. Anst. zu Leipzig.* 1870. p. 41.

[5] Traube, *Allgem. med. Centralztg.* 1862. No. 103, 1863. No. 30. — I. Rosenthal, *Ctrbl. f. d. med. Wiss.* 1863. No. 47. — Truhart, *Ein Beitr. z. Nicotinwirkung.* Dissert. Dorpat 1869.

[6] Bloebaum s. v. Bezold, *Unters. a. d. physiol. Laborat. zu Würzburg.* Leipzig 1867. Bd. I. p. 3.

[7] Cl. Bernard, *Leçons sur les effets des subst. toxiques et médicamenteuses.* Paris 1855. p. 369. — v. Bezold, *Unters. üb. d. Innerv. d. Herzens.* Leipzig 1863. Bd. II. p. 281, 312, u. *Med. Centralztg.* 1858. No. 49.

[8] Koelliker u. Pelikan, *Verhandl. d. Würzburger phys.-med. Ges.* 1859. Bd. IX. p. 33.

[9] Schmiedeberg, *Arch. f. exper. Pathol. u. Pharmakol.* 1875. Bd. III. p. 16; *Beitr. z. Anat. u. Physiol.*, C. Ludwig als Festgabe etc. Leipzig 1875. p. CCXXII.

[10] Koelliker, *Verhandl. d. Würzburger phys.-med. Ges.* 1858. Bd. VIII. — Marmé, *Ztschr. f. rat. Med.* 1866. 3. R. Bd. XXVI. p. 1. — Neufeld, *Studien d. physiol. Instit. zu Breslau.* Leipzig 1863. Heft III. p. 97. — I. Rosenthal, *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1865. p. 601.

[11] Fraser, *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh.* Session 1869—70.

[12] E. Berthold, *Ctrbl. f. d. med. Wiss.* 1885. p. 146.

[13] Bowditch, *Arb. a. d. physiol. Anst. zu Leipzig.* 1871. p. 175. — Luciani, ebenda. 1872. p. 113.

[14] E. Cyon, *Cpt. rend.* 1867. Bd. LXIV. p. 1049.

bei durchschnittenen Vagi Verlangsamung des Herzschlags bewirkt. Gehalt des Blutes an Essigsäure[1], Einführung von gallensauren Salzen[2] bedingen Abnahme der Pulsfrequenz durch Schwächung der im Herzen gelegenen Erregungszentren. Ermüdung der peripheren Endapparate beider Vagi läfst sich nach A. B. Meyer und Tarchanoff[3] durch anhaltende Reizung auch nur des einen Vagus erzielen. Bleibt bei andauernder elektrischer Tetanisierung des einen Vagus die gewohnte Hemmungswirkung aus, so versagt auch die frisch unternommene des zweiten. Jeder der beiden herumschweifenden Nerven beherrscht also schon für sich allein das ganze motorische Erregungszentrum des Herzens. Wie Tarchanoff[4], der übrigens später zweifelhaft geworden ist, ob das in Rede stehende Phänomen auf einer Ermüdung der Vagusenden beruhe, gezeigt hat, bedarf dieser Satz jedoch einer Einschränkung, insofern als derselbe nicht für alle Tierklassen, z. B. nicht für Frösche gilt. Dafs vom rechten Vagus aus bei Säugetieren mitunter schon durch schwächere Reizungen Herzstillstand erzeugt werden kann, ist mehrfach[5] behauptet worden, wird indessen von Langendorff[6] bestritten. Zweifellos besteht aber ein solches Übergewicht des rechten Vagus über den linken nach Tarchanoffs Versuchen an Fröschen, und in noch auffälligerem Grade bei einigen Schildkrötenarten, bei welchen Tetanisierung des rechten Vagus im vollsten Gegensatz zu derjenigen des linken entweder regelmäfsig, wie bei *Emys lutaria*[7], oder wenigstens in einzelnen Fällen, wie bei *Testudo graeca*[8], ohne jeden herabmindernden Einflufs auf die Schlagzahl des Herzens verläuft.

Endlich haben zuerst Pflueger, späterhin mit verbesserten Methoden Donders und Prahl, Czermak, Coats die Zeit gemessen, welche zwischen dem Momente der Vagusreizung und dem ersten Beginn der Hemmungswirkung verläuft. Während Pflueger der Vagusreizung stets noch zwei vollkommen unveränderte Herzschläge folgen sah, bestimmten Donders und in naher Übereinstimmung mit ihm Coats die Dauer der latenten Vagusreizung nach graphischem Verfahren auf 0,16 Sek. an Kaninchen, 0,14 Sek. an Fröschen. Bei dem langsamen Pulsschlag der letzteren Tierart gelingt es nach Coats häufig, die Wirkung des Vagusreizes schon an der nächsten ihm zeitlich folgenden Systole wahrzunehmen.[9]

Es bleibt uns übrig, zu untersuchen, wie die regulatorische Thätigkeit der Vagi während des Lebens ausgelöst wird. Aus der Beschleunigung der Herzaktion nach ihrer Durchschneidung bei Säugetieren ist ohne Frage der Schlufs zu ziehen, dafs in den Herzfasern dieser Nerven von der *medulla oblongata* aus beständig eine schwache tonische Erregung unterhalten wird. v. Bezold hat aus der Beobachtung, dafs man auch durch rhythmisch unterbrochene Reizung der Vagi mittels einer Reihe durch Pausen getrennter

---

[1] Goltz, *Arch. f. pathol. Anat.* 1862. Bd. XXVI. p. 1.

[2] Roehrig, *Arch. d. Heilk.* 1863. p. 385.

[3] A. B. Meyer, *Das Hemmungsnervensyst. d. Herzens.* Berlin 1869. p. 74. — Tarchanoff, *Arch. de physiol. norm. et pathol.* 1875.

[4] Tarchanoff, *Physiologie expérimentale. Travaux du laboratoire de* M. Marey. II. Année. Paris 1876. p. 289. — Vgl. auch die Zweifel, welche Eckhard, *Beitr. z. Anat. u. Physiol.* Gießen 1878. Bd. VIII. p. 177 gegen die Versuche Tarchanoffs angeregt hat.

[5] Masoin, *Bull. de l'Acad. roy. de Belgique.* T. VI. 3. Série. No. 4. — Arloing et Tripier, *Arch. de physiol. norm. et pathol.* 1873. T. IV. p. 411, 588, 732, T. V. p. 157.

[6] Langendorff, *Mittheil. d. Königsberger physiol. Laborat.* Königsberg 1878. p. 36.

[7] A. B. Meyer, a. a. O. p. 63.

[8] Gaskell, *The Journ. of Physiol.* 1883/84. Vol. IV. p. 43 (83).

[9] E. Pflueger, *Unters. a. d. physiol. Laborat. zu Bonn.* Berlin 1865. p. 28 u. fg. — Donders u. Prahl, Pfluegers *Arch.* 1868. Bd. I. p. 331. — Donders, ebenda. 1871. Bd. V. p. 1; *Onderz. ged. in het phys. Lab. d. Utrecht. Hoogesch.* 3 reeks. 1872. Bd. I. p. 272. — Nuel, Pfluegers *Arch.* 1873. Bd. IX. p. 83. — Czermak, Pfluegers *Arch.* 1868. Bd. I. p. 644. — Coats, *Arb. a. d. physiol. Anst. z. Leipzig.* 1869. p. 205.

elektrischer Schläge Verlangsamung und selbst Stillstand des Herzens herbeiführen kann, geschlossen, daſs vielleicht auch im Leben die tonische Erregung der Vagi keine stetige, sondern eine intermittierende sei, ohne jedoch diesen Schluſs direkt begründen zu können. Gleichviel, ob sie stetig oder intermittierend ist, wir haben zu fragen, wie sie in den Ganglienzellen des verlängerten Marks entsteht. Das Merkmal einer zentralen, d. h. in der *medulla oblongata* gesetzten Vagusreizung ist offenbar gegeben, wenn irgend ein Eingriff in den lebenden Organismus, welcher der Regel nach eine deutliche Verlangsamung, im äuſsersten Falle sogar Stillstand des Herzschlags erzeugt, diese Wirkung nach Durchschneidung der Halsvagi einbüſst, nach Durchtrennung der *medulla oblongata* oberhalb der Vagusursprünge dagegen beibehält. Den vorliegenden Versuchsdaten gemäſs existieren aber mehrere Kategorien von Mitteln, deren herabstimmender Einfluſs auf die Herzthätigkeit unter den eben bezeichneten Verhältnissen schwindet, beziehungsweise fortdauert. Eine deutliche Verminderung der Pulsfrequenz, deren Erscheinen an die Integrität der Vagi und der Kerne derselben im verlängerten Mark geknüpft ist, läſst sich erstens durch periphere Reizungen beliebiger sensibler Nerven[1] erzielen, zweitens durch Änderungen der Blutbeschaffenheit, welche zu einer Verminderung seines Sauerstoff- und zu einer Vermehrung seines Kohlensäuregehalts führen und sich am einfachsten durch Erstickung des Tieres herstellen lassen, drittens durch Steigerung des Drucks im arteriellen Gefäſssystem[2] und in der Schädelhöhle.[3]

Der normale Vagustonus könnte mithin sehr verschiedene Entstehungsquellen haben, er könnte hervorgerufen sein sowohl reflektorisch von seiten der durch äuſsere Reize der verschiedensten Art fortwährend betroffenen sensibeln Nervenausbreitungen, als auch durch den mit Erregungsvorgängen verbundenen Stoffwechsel der Ursprungskerne des Vagus, als auch durch den mechanischen Reiz des intrakraniellen und des arteriellen Drucks. Welchem dieser Momente die wesentlichste Bedeutung beizumessen ist, ob sie vielleicht alle für gleichwertig zu erachten sind, muſs dahingestellt bleiben. BERNSTEIN zwar hat sich mit Entschiedenheit für den reflektorischen Ursprung des Vagustonus ausgesprochen. Sein Beweis gründet sich auf das richtige Räsonnement, daſs, wenn der dauernde Erregungszustand der Vaguszentren, durch welchen das Herz zu langsamerem Schlagen genötigt wird, allein auf reflektorischem Wege

---

[1] LOVÉN, *Arb. a. d. physiol. Anst. zu Leipzig.* 1866. p. 5.

[2] C. LUDWIG, *Die physiol. Leistungen d. Blutdrucks.* Leipzig 1865. — J. BERNSTEIN. *Ctrbl. f. d. med. Wiss.* 1867. p. 1. — ASP, *Arb. a. d. physiol. Anst. zu Leipzig.* 1867. p. 167. — KNOLL, *Wiener Stzber.* Math.-natw. Cl. III. Abth. 1872. Bd. LXVI. p. 169 u. 195. — NAWROCKI, *Warschauer Universitätsnachr.* 1870, No. 3, u. *Beitr. z. Anat. u. Physiol.*, C. LUDWIG als Festgabe etc. Leipzig 1875. p. CCV.

[3] E. LEYDEN, *Arch. f. pathol. Anat.* 1866. Bd. XXXVII. p. 519.

zustande kommt, jede Vermehrung der Herzschläge nach Durchtrennung der Vagi ausbleiben muſs, sobald vorher sämtliche zu den Vaguskernen führende Reflexfasern durchschnitten worden sind. Unter dieser Voraussetzung durchschnitt er einesteils den Halssympathicus und das Rückenmark unterhalb des Vaguszentrums, riſs anderenteils den ganzen Grenzstrang in möglichster Ausdehnung aus, gibt an, nach beiden Operationen den sonst gewöhnlichen Effekt der Vagusdurchtrennung vermiſst zu haben und schlieſst demgemäſs, daſs die sympathischen Eingeweidefasern es seien, von welchen die Reflexerregung der Vagusursprünge ihren Ausgang nehme. Wie bedenklich aber diese Folgerung ist, wird ohne weiteres klar, wenn man erfährt, daſs die erwähnten operativen Eingriffe nicht nur eine Sensibilitätslähmung zur Folge haben, sondern auch eine erhebliche Verminderung des arteriellen Blutdrucks nach sich ziehen. Ob der von BERNSTEIN konstatierte Fortfall des Vagustonus also aus der Beseitigung bestimmter Reflexerregungen oder aus den modifizierten Erregbarkeitsverhältnissen zu erklären ist, unter welche das Vaguszentrum bei Herabsetzung der Blutspannung notwendig geraten muſs, läſst sich gar nicht entscheiden. Bevor es demnach nicht gelungen ist, die einzelnen in Betracht kommenden normalen Reize des letzteren besser durch das Experiment zu sondern als bisher, wird über den Ursprung des Vagustonus nur ausgesagt werden können, daſs derselbe höchst wahrscheinlich aus dem Zusammenwirken aller genannten Faktoren hervorgeht.

Den direkten Beweis, daſs durch Erregung zentripetalleitender Nerven Herzstillstand auf dem Wege des Reflexes erzeugt werden könne, hat zuerst M. HALL, später HEINEMANN und GOLTZ[1] geführt. Ihre Methode besteht darin, die bloſsgelegten Baucheingeweide von Fröschen durch Kneipen, sanftes Reiben mit einem feinen Schwämmchen, oder Klopfen mechanisch zu reizen, worauf bei den grünen Wasserfröschen nach GOLTZ fast immer, bei den braunen Landfröschen nur unter gewissen Bedingungen (Beschränkung der Respiration durch Abschneiden der Nasenspitze) diastolischer Herzstillstand erfolgt.[2] GOLTZ, welcher den wünschenswerten Grad mechanischer Reizung vorzugsweise durch wiederholtes sanftes Klopfen der Baucheingeweide herstellte, erteilte deshalb dem hier besprochenen Versuch den Namen des „Klopfversuchs." Der diastolische Herzstillstand, welcher nach diesem Verfahren allerdings ohne erhebliche Schwierigkeiten erzielt werden kann, ist nur vorübergehend. Hört man zu klopfen auf, so beginnt das Herz seine Pulsationen nach einiger Zeit wieder, erst langsam, dann rascher; neues Klopfen sistiert sie wieder. Fährt man zu lange mit Klopfen fort, so fängt das Herz schon während desselben wieder zu schlagen an. Hat man die *medulla oblongata* zerstört oder die Vagi durchschnitten, so tritt kein Stillstand ein, ein Beweis, daſs die Wirkung des Klopfens auf das Herz durch die genannten Nervenbahnen vermittelt wird; daſs es die mechanische Reizung der peripherischen Enden sensibler Eingeweidenerven ist, welche reflektorisch die Vaguserregung auslöst, ist unzweifelhaft; es ist indessen GOLTZ nicht gelungen, durch direkte elektrische, chemische oder mechanische

---

[1] M. HALL, *On the diseases and derangements of the nerv. syst.* London 1841; übers. von J. WALLACH. Leipzig 1842. p. 153 u. 154. — HEINEMANN, *Allgem. med. Centralztg.* 1862. Bd. XXXI. p. 526. — GOLTZ, *Arch. f. pathol. Anat.* 1862. Bd. XXVI. p. 1.

[2] GOLTZ, *Königsberger med. Jahrb.* Königsberg 1862. Bd. III. p. 271.

Reizung der Nervenstämme des Mesenteriums konstant die Hemmung der Herzaktion hervorzubringen. BERNSTEIN beobachtete zunächst an Fröschen, daſs isolierte elektrische Reizung des Grenzstrangs des Sympathicus in der Bauchhöhle an der Vereinigungsstelle beider Aorten konstant einen diastolischen Herzstillstand erzeugt, welcher ausbleibt, wenn vorher die *medulla oblongata* zerstört oder die beiden Vagi durchschnitten sind. Die sympathischen Fasern, deren Erregung demnach durch Vermittelung der Vagi reflektorisch die Hemmung bewirkt, begeben sich, wie BERNSTEIN weiter mittels Durchschneidung des Rückenmarks in verschiedener Höhe gezeigt hat, durch die *rami communicantes* hauptsächlich zwischen drittem und sechstem Wirbel zum Rückenmark, um innerhalb desselben zum Vaguszentrum zu laufen; einige scheinen jedoch im Grenzstrang noch höher hinaufzusteigen. Da Reizung des Grenzstrangs unterhalb der bezeichneten Stelle keinen Einfluſs auf das Herz mehr ausübt, kann sich der Abgang der wirksamen Fasern nach der Peripherie nicht unter diese Stelle hinab erstrecken. Daſs diese Fasern dieselben sind, deren mechanische Reizung an der Peripherie im GOLTZschen Klopfversuch den Herzstillstand hervorbringt, geht zur Evidenz daraus hervor, daſs letzterer nicht mehr gelingt, sobald die Sympathici dicht oberhalb jener Stelle durchschnitten sind. Es ist aber BERNSTEIN auch geglückt, den peripherischen Ast, welcher sie den Grenzsträngen von den Baucheingeweiden zuführt, in einem mit der *arteria mesenterica* im Mesenterium verlaufenden Nervenzweig aufzufinden; Reizung dieses Zweiges sistierte die Herzthätigkeit. Die Erwartung, daſs bei Säugetieren dem *n. splanchnicus* die gleiche Bedeutung wie dem Bauchsympathicus der Frösche zukommen würde, bestätigte sich nicht. Indessen fand BERNSTEIN, daſs Reizung der zentralen Enden des Halssympathicus sowohl als auch des Brust- und Bauchsympathicus in jenen Tierklassen wenigstens die Zahl der Herzschläge vermindere, solange beide Vagi und die *medulla oblongata* in ungestörtem Zusammenhange untereinander und mit dem Herzen stehen. Die Reflexwirkung des Grenzstrangs auf das Herz ist also auch hier vorhanden, freilich aber bedeutend geringer als beim Frosche. Ein Widerspruch gegen diese letzten Angaben BERNSTEINS ist nur hinsichtlich des Halssympathicus von beachtenswerter Seite erfolgt. NAWROCKI[1] hat auf das bestimmteste in Abrede gestellt, daſs Reizung der zentralen Enden dieses Nerven irgend welchen reflektorischen Einfluſs auf die Herzbewegung ausübe.

Zum Nachweise der reizenden Einwirkung des gesteigerten Blutdrucks auf das Gehirnzentrum des Vagus hat man entweder die Blutmenge der Versuchstiere durch Einspritzung von anderswoher entnommenem geschlagenem Blute vergröſsert[2], oder auch nach Einrichtung eines künstlichen Stromlaufs im Gehirn nur diejenige der in den Hirngefäſsen enthaltenen Blutmischung[3], oder das Gefäſsgebiet des Blutkreislaufs, sei es durch Unterbindung der Brustaorta[4], sei es durch Reizung der peripheren Splanchnicusenden[5] eingeengt. In allen Fällen trat gleichzeitig mit dem Anwachsen des Blutdrucks eine deutliche Verlangsamung des Herzschlags ein, welche ausblieb, wenn man zuvor die Vagi durchschnitten oder die *medulla oblongata* zerstört hatte. Umgekehrt konnte durch Minderung des Vagustonus jedesmal eine Beschleunigung der Pulsschläge erzielt werden, wenn der Blutdruck der Versuchstiere durch Aderlässe[6] erheblich verringert worden war. Vervollständigt wurden diese Beobachtungen durch R. HEIDENHAIN[7], welcher fand, daſs auch der Rhythmus des dem Vaguseinflusse entzogenen Herzens nicht ganz unabhängig ist von den Schwankungen des

---

[1] NAWROCKI, *Beitr. z. Anat. u. Physiol.*, C. LUDWIG als Festgabe etc. Leipzig 1875. I. Heft. p. CCVIII.
[2] J. BERNSTEIN, *Ctrbl. f. d. med. Wiss.* 1867. p. 1.
[3] FRANÇOIS-FRANCK, *Travaux du laboratoire de* M. MAREY. T. III. Année 1877. p. 273.
[4] NAWROCKI, a. a. O. p. CCXX.
[5] ASP, *Arb. a. d. physiol. Anst. zu Leipzig.* 1867. p. 167.
[6] BERNSTEIN, a. a. O. — NAWROCKI, a. a. O. p. CCXXI.
[7] R. HEIDENHAIN, PFLUEGERS *Arch.* 1872. Bd. V. p. 143.

Blutdrucks. An Kaninchen, denen er beide Vagi durchschnitten hatte und deren *medulla oblongata* elektrisch gereizt wurde, beobachtete er, daſs mit dem gewaltig gesteigerten Blutdrucke die Zeitfolge der Herzschläge in unregelmäſsigen Zeitabschnitten plötzliche Unterbrechungen erfuhr, d. h. arhythmisch wurde. Die Ursache dieses Verhaltens der Herzaktion ist nicht ganz klar; dasselbe kann auf einer Reizung der peripheren Vagusenden beruhen, wie HEIDENHAIN will, kann aber auch aus einer Ermüdung des motorischen Herzapparats erklärt werden, wie KOEHLER[1] bewiesen zu haben glaubt.

Die reizende Einwirkung des gesteigerten intrakraniellen Drucks endlich wurde mehrfach durch Einfüllung von Wasser oder von verflüssigtem Paraffin in die geöffnete und mit einem Glasmanometer in luftdichte Verbindung gesetzte Schädelhöhle gröſserer Säugetiere demonstriert.[2]

Der Vagus führt dem Herzen auch sensible Fasern zu, wie schon früher von VALENTIN und BUDGE angegeben, jedoch erst von GOLTZ[3] für den Frosch und nach gleichen Methoden von GURBOKI[4] für das Kaninchen erwiesen worden ist. Beim Hunde wurden die von den Vorhöfen zu den Kammern herabziehenden Nervenstämmchen, welche dicht unter dem Pericardium ein die Kammerwände umspinnendes Geflecht bilden, als zentripetalleitende erkannt[5], da sie bei Reizung ihrer zentralen Stümpfe ebenso wie gewöhnliche sensible Nerven Verlangsamung des Herzschlags und Ansteigen des arteriellen Blutdrucks bewirken.

Die Empfindlichkeit des Herzens ist im allgemeinen auſserordentlich gering, so gering, daſs sie früher von vielen ganz in Abrede gestellt worden ist, und in der That vermiſst man häufig auf mechanische Reizung des Herzens jedwede Schmerzäuſserung. Sie fehlt aber nicht gänzlich, sondern ist in verschiedenem Grade über die Abteilungen des Herzens verteilt. Nach GOLTZ beim Frosch in der Art, daſs der Sinus der Hohlvenen der empfindlichste Teil ist, so daſs Reizung desselben mit Essigsäure regelmäſsig allgemeine Reflexbewegungen hervorruft, weniger empfindlich sind die Vorhöfe und noch weniger die Ventrikel, am wenigsten die Herzspitze; die Empfindlichkeit hält demnach Schritt mit dem Nervenreichtum der einzelnen Abteilungen. Daſs der Vagus der Empfindungsnerv ist, geht unzweifelhaft daraus hervor, daſs alle Reflexbewegungen auf Herzreizung ausbleiben, sobald beide Vagi durchschnitten sind; wie schon ein Vagus genügt, um durch die Thätigkeit seiner Hemmungsfasern das Herz zum Stillstand zu bringen, so reicht auch einer aus, dem Hirn Empfindungseindrücke vom Herzen zuzuleiten. Versetzte GOLTZ durch Tetanisieren eines durchschnittenen Vagus das Herz in Stillstand, so bestand trotzdem unter Vermittelung des andren die Sensibilität des letzteren fort.

Eine andre kaum weniger als die Hemmungsfasern des Vagus umstrittene Klasse von Herznerven bilden die Beschleunigungsfasern desselben, zentrifugalleitende Nervenfasern, welche als echte Antagonisten der ersteren im erregten Zustande die Frequenz der Herzschläge (um 30 bis 70 Prozent) vermehren. Ihre Verteilung in den Bahnen der herumschweifenden

---

[1] KOEHLER, *Arch. f. exper. Pathol. u. Pharmakol.* 1873. Bd. I. p. 277.
[2] LEYDEN, *Arch. f. pathol. Anat.* 1866. Bd. XXXVII. p. 519. — PAGENSTECHER, *Exper. u. Stud. üb. Gehirndruck.* Heidelberg 1869. — FRANÇOIS-FRANCK, a. a. O.
[3] GOLTZ, *Arch. f. pathol. Anat.* 1863. Bd. XXVI. p. 1.
[4] GURBOKI, PFLUEGERS *Arch.* 1873. Bd. V. p. 289.
[5] WOOLDRIDGE, *Arch. f. Physiol.* 1883. p. 522.

Nerven ist nur bei Tieren experimentell festzustellen. Hier aber hat man ermittelt, dafs sie einerseits zusammen mit den schon besprochenen Hemmungsfasern in den Halsstämmen beider Vagi[1] verlaufen können, anderseits, und zwar am zahlreichsten in den Ästen des *ganglion thoracicum primum n. sympathici* (*ganglion stellatum*), teils als selbständige Nervenstämmchen, teils im Anschlufs an Vaguszweige zum Herzen hinabsteigen.[2] Mitunter führt endlich auch der Halssympathicus beschleunigende Herzfasern.[3] Ihrer Anwesenheit am ersten Orte mag es vielleicht zuzuschreiben sein, wenn SCHIFF und MOLESCHOTT, im Widerspruch übrigens mit allen andern Beobachtern, auf schwache Reizung der Halsvagi bisweilen statt der regelrechten Verlangsamung gerade umgekehrt eine Beschleunigung der Herzschläge eintreten sahen. Erfüllt von dem Bestreben, die von ED. WEBER neu eingeführten Hemmungsnerven als eine nur durch ihre aufserordentlich grofse Ermüdbarkeit ausgezeichnete Abart motorischer Nerven darzustellen, entging ihnen aber die wahre Bedeutung ihrer Wahrnehmung ganz. Indem sie nachgewiesen zu haben glaubten, dafs die vermeintlichen Hemmungsfasern WEBERS unter besonderen Kautelen sich als Bewegungsfasern des Herzens enthüllen liefsen, begaben sie sich des Anspruchs[4] darauf, die Accelerationsfasern als eine besondere neben den Hemmungsfasern bestehende Nervenklasse erkannt zu haben. Dieses Verdienst kommt unzweifelhaft v. BEZOLD zu. Obschon derselbe anfänglich aus seinen Versuchen ohne Frage viel zu weitgehende Schlüsse gezogen hat, war er es doch wieder, welcher mit richtigem Blick das haltbare in seinen von LUDWIG und THIRY mit so durchschlagendem Erfolg bekämpften Anschauungen von dem unhaltbaren zu scheiden wufste und der Frage nach den Accelerationsnerven des Herzens die bestimmte zu ihrer endlichen Lösung notwendige Fassung erteilte. v. BEZOLD[5] war von der Vorstellung ausgegangen, dafs eine vermehrte Herzthätigkeit sich jedesmal auf doppelte Weise aussprechen müsse, einesteils durch eine erhöhte Häufigkeit der Herzschläge, andernteils aber auch durch eine Steigerung des arteriellen Blutdrucks. So berechtigt diese Vorstellung im allgemeinen ist, so fehlerhaft war es jedoch, derselben ohne alle Einschränkung nachzugehen. Liefsen doch die physikalischen Ge-

---

[1] SCHMIEDEBERG, *Arb. a. d. physiol. Anst. zu Leipzig.* 1870. p. 46. — KEUCHEL, *Das Atropin u. d. Hemmungsnerven.* Dissert. Dorpat 1869. — RUTHERFORD, *Journ. of Anat. and Physiol.* 1869. Vol. III. Abth. 2. p. 402. — BOEHM, *Arch. f. exper. Pathol. u. Pharmakol.* 1875. Bd. IV. p. 351. — H. NUSSBAUM, *Beitr. z. Anat. u. Physiol. d. Herznerven.* Dissert. Dorpat. 1875. — GASKELL, *The Journ. of Physiol.* 1884. Vol. V. p. 1. — GASKELL u. GADOW, ebenda. p. 362. — GASKELL, *Proceedings of the Physiol. Society.* Oxford 1884. No. III. p. XIII.

[2] SCHMIEDEBERG, *Arb. a. d. physiol. Anst. zu Leipzig.* 1871. p. 34. — BOEHM, *Arch. f. experim. Pathol. u. Pharmakol.* 1875. Bd. IV. p. 255. — STRICKER u. WAGNER, *Wiener Stzber.* Math.-natw. Cl. 1878. III. Abth. Bd. LXXVII.

[3] V. BEZOLD, *Unters. üb. d. Innervation d. Herzens.* Leipzig 1863. Abth. 1. Abhdl. 2. — BEVER u. V. BEZOLD, *Unters. a. d. physiol. Laborat. in Würzburg.* Leipzig 1867. Bd. I. p. 246.

[4] Vgl. M. SCHIFF, PFLUEGERS *Arch.* 1878. Bd. XVIII. p. 208.

[5] V. BEZOLD, *Unters. üb. d. Innervat. d. Herzens.* II. Heft. Leipzig 1863.

setze des Blutkreislaufs, welche E. H. WEBER schon längst dargelegt hatte, nichts an Klarheit zu wünschen übrig und ging doch aus ihnen unmittelbar hervor, daſs die erste Ursache des Blutkreislaufs zwar ohne Frage das rhythmisch bewegte Herz ist, die Höhe des Blutdrucks aber wesentlich mitbedingt wird von den Widerständen innerhalb der Gefäſsbahn (Bd. I. p. 122). Es war daher nicht gestattet, die Schwankungen des Blutdrucks als ein direktes Maſsmittel für den jeweiligen Betrag der Herzenergie zu verwerten, und, wie wenig diese Vorschrift, welche v. BEZOLD zwar in Erwägung zog, aber ihrer Tragweite nach auf Grund unzureichender Versuche unterschätzte, auſser acht gelassen werden durfte, bewies die in wahrhaft klassischer Weise geübte Kritik, welche die thatsächlich wohlbegründeten Beobachtungen v. BEZOLDS durch LUDWIG und THIRY[1] erfuhren. Seit derselben ist niemals mehr bezweifelt worden, daſs die gewaltige Zunahme des Blutdrucks, welche v. BEZOLD bei elektrischer oder mechanischer Reizung des von der *medulla oblongata* getrennten Halsmarks an curarisierten und durch künstliche Atmung am Leben erhaltenen Tieren wahrgenommen hatte, nicht einer vermehrten Energie des Herzens ihre Entstehung verdankt, sondern auf einer Vermehrung der Widerstände beruht, welche in den arteriellen Gefäſsbahnen dadurch gesetzt wird, daſs die letzteren durch Reizung der im Halsmark verlaufenden gefäſsverengenden Nerven verengt, ja sogar zum vollständigen Verschluſs gebracht werden. Dagegen blieb das zweite Merkmal, welches v. BEZOLD zum Nachweise seiner excitomotorischen Herznerven herangezogen hatte, die Beschleunigung des Herzschlags nach Reizung des Halsmarks, einer weiteren Prüfung überlassen, und in richtiger Würdigung[2] dieses Umstandes unternahm er es daher, das von ihm aufgestellte Prinzip durch genaue Ermittelung derjenigen Nervenbahnen zu begründen, von deren Erhaltung jene zweite offenbar ausschlieſslich auf einer Veränderung der Herzthätigkeit selbst beruhende Erscheinung abhängt. Schon die Versuche LUDWIGS und THIRYS lieſsen, wie v. BEZOLD hervorhob, erkennen, daſs die Reizung des von der *medulla oblongata* und also auch von den zentralen Ursprüngen des Halsvagus und des Halssympathicus getrennten Halsmarks andre Erfolge bei Erhaltung als nach vorangegangener Zerstörung der *nervi cardiaci* gibt. Im ersteren Falle hatten mindestens die ersten Reizungen des unermüdeten Halsmarks ausnahmslos eine mitunter beträchtliche Pulsbeschleunigung bewirkt, und nur im zweiten waren die Ergebnisse zu jeder Zeit den unregelmäſsigsten Schwankungen ausgesetzt gewesen. Dieses auffällige Verhältnis beider Versuchsreihen zueinander sprach aber

[1] LUDWIG u. THIRY, *Wiener Stzber.* Math.-natw. Cl. II. Abth. 1864. Bd. XLIX. p. 421.

[2] V. BEZOLD, *Unters. u. d. physiol. Laborat. in Würzburg.* Leipzig 1867. Bd. I. p. 189. — POKROWSKY, *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1866. p. 59 (93).

offenbar mehr für als gegen das Vorhandensein spinaler Beschleunigungsnerven, welche auf andern Bahnen als denjenigen des Vago-Sympathicus zum Herzen gelangten, und so war denn das entscheidende Versuchsverfahren gegeben: es mufste geprüft werden[1], ob die isolierte Reizung der aus dem *ganglion stellatum* entspringenden sympathischen Herznerven die Häufigkeit der Herzschläge steigere. Glücklicher als LUDWIG und THIRY, deren Bemühungen gescheitert waren, fand sich v. BEZOLD in seinen Erwartungen nicht getäuscht. Der Versuch, durch Reizung des auspräparierten *ganglion stellatum* (*ganglion cardiacum basale* bei Krokodilen, Fröschen, Vögeln)[2] oder seiner Äste bei durchschnittenem Halsmark ohne gleichzeitige Blutdruckveränderungen Pulsbeschleunigung zu erzielen, glückte auf das vollständigste. Dreierlei Bahnen wurden ermittelt, auf welchen die gesuchten Accelerationsnerven aus den nervösen Zentralorganen zum *ganglion stellatum* der Kaninchen herantreten, erstens der Grenzstrang des Sympathicus am Halse und ferner die beiden Wurzeln des *ganglion stellatum*, die *radix longa* und die *radix brevis* desselben. Gleichzeitig mit diesen Untersuchungen v. BEZOLDS und unabhängig von denselben gelangten auch die Gebrüder CYON[3] zu einem im wesentlichen übereinstimmenden Resultate. Sie durchschnitten an curarisierten durch künstliche Respiration am Leben erhaltenen Kaninchen beide Vagi nebst Ästen und beide Sympathici am Halse, trennten ferner das Halsmark in der Höhe des Atlas von der *medulla oblongata* und endlich noch, um die überwiegende Mehrzahl der aus dem Halsmark hervorgehenden gefäfsverengenden Nerven auszuschliefsen, beide Splanchnici. Erst wenn diese Vorbereitungen getroffen waren, wurde das Halsmark elektrisch gereizt und infolge davon der Eintritt einer sehr beträchtlichen von keiner Blutdrucksteigerung begleiteten Pulsbeschleunigung beobachtet. Hiermit war aber ein strenger Beweis dafür geliefert, dafs das Cervikalmark Nervenbahnen enthielte, welche auf die Thätigkeit des Herzens einen unmittelbaren Einflufs auszuüben imstande wären. Dafs die Sternganglien die Durchgangsstationen für dieselben zum Herzen bildeten, konnte schon aus anatomischen Gründen kaum zweifelhaft sein. Die Richtigkeit dieser Annahme wurde indessen auch durch das physiologische Experiment bekräftigt. Reizungen des Cervikalmarks unter den oben bezeichneten Verhältnissen brachten keine Erhöhung der Pulsfrequenz mehr zuwege, sobald die Sternganglien beiderseits entfernt worden waren.

In vollkommenster Übereinstimmung mit den Erfahrungen v. BEZOLDS und der Gebrüder CYON ist späterhin von SCHMIEDEBERG an Hunden, von BOEHM an Katzen das rechte und linke *ganglion*

[1] BEVER u. V. BEZOLD, *Unters. a. d. physiol. Laborat. in Würzburg.* Leipzig 1867. Bd. I. p. 235.
[2] GASKELL u. GADOW, *The Journ. of Physiol.* 1884. Vol. V. p. 362 (370).
[3] M. u. E. CYON, *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1867. p. 389.

thoracicum primum als die Hauptsammelstätte der Accelerationsnerven des Herzens erkannt und endlich von STRICKER in Gemeinschaft mit WAGNER gezeigt worden, dafs diese echten Antagonisten der im Vagusstamme enthaltenen Hemmungsfasern zu jenen Ganglien auf der Bahn des Bruststrangs, in letzteren aber durch die *rami communicantes* der sechs oberen Dorsalnerven gelangen. Einesteils hat somit eine ältere im ganzen nur wenig beachtete Angabe CL. BERNARDS[1], welcher durch Galvanisieren des ersten Brustganglion bei eben getöteten Hunden die erloschene Herzthätigkeit sich wieder beleben sah, durch einwurfsfreie Methoden die fehlenden Stützen gewonnen, anderenteils haben wir die Grundlagen kennen gelernt, auf welchen die zu Anfang unsrer Besprechung gegebene Beschreibung des peripheren Verlaufs der Accelerationsnerven beruht. Wir haben derselben jetzt nur hinzuzufügen, dafs mindestens der gröfste Teil der Accelerationsnerven nach den vorliegenden Erfahrungen zentralwärts von der *medulla oblongata* durch das Cervikalmark zum Dorsalmark hinabsteigt, von hier in verschiedenen Wirbelhöhen zum Brustsympathicus übertritt und sich schliefslich aufsteigenden Verlaufs zu den Ursprüngen des *plexus cardiacus* begibt. Die beschleunigenden Herznerven beschreiben demgemäfs schleifenförmige Bahnen: die Mehrzahl derselben steigt im Rückenmarke hinunter, im Sympathicus hingegen wieder hinauf (STRICKER und WAGNER). Anders verhält sich natürlich die Sache mit den spärlichen Accelerationsnerven, welche die Halsstämme der Vagi und Sympathici dem Herzen zuführen, und welche offenbar nirgend eine solche Umkehr ihrer anfänglichen Verlaufsrichtung erfahren. Jedoch werden sie aller Wahrscheinlichkeit nach mit den im Ganglion stellatum zusammentretenden Beschleunigungsnerven mindestens die zentrale, vielleicht in der *medulla oblongata* zu suchende Ursprungsstelle teilen. Für die Accelerationsnerven des Vagus dürfte feststehen, dafs sie demselben durch den Accessorius beigemengt worden sind. Wenigstens müssen wir SCHIFF[2] darin beipflichten, dafs einige Tage nach Ausreifsung des Beinerven aus der Schädelhöhle (s. o. p. 151) der von der Degeneration verschont gebliebene Faserrest des Vagusstammes beliebig gereizt werden kann, ohne jemals sei es einen hemmenden, sei es einen beschleunigenden Einflufs auf die Häufigkeit der Herzpulsationen zu entwickeln.

Wegen der nicht gerade schwierigen, aber sehr zeitraubenden Präparation des *ganglion stellatum* und seiner Äste am lebenden Tiere müssen wir auf die unten verzeichneten Abhandlungen[3] verweisen. Zur objektiven Feststellung der

[1] CL. BERNARD, *Leçons d. physiol. expérim.* Paris 1856. T. II. p. 437.
[2] M. SCHIFF, PFLUEGERS *Arch.* 1878. Bd. XVIII. p. 172.
[3] LUDWIG u. THIRY, *Wiener Stzber.* Math.-natw. Cl. II. Abth. 1864. Bd. XLIX. p. 421. — BEVER u. V. BEZOLD, *Unters. a. d. physiol. Laborat. in Würzburg.* Leipzig 1867. Bd. I. p. 237. — SCHMIEDEBERG, *Arb. a. d. physiol. Anst. zu Leipzig.* 1871. p. 36. — BOEHM, *Arch. f. exper. Pathol. u. Pharmakol.* 1875. Bd. IV. p. 264. — STRICKER u. WAGNER, *Wiener Stzber.* Math.-natw. Cl. III. Abth. 1878. Bd. LXXVII. p. 103. — GASKELL u. GADOW, *The Journ. of Physiol.* 1884. Vol. V. p. 362.

Reizwirkungen empfiehlt es sich, den Blutdruck und mit demselben also auch die Herzschläge nach bekannten Methoden kymographisch zu fixieren (vgl. Bd. I. p. 117). Bilden die *n. accelerantes* des *ganglion stellatum* das Versuchsobjekt, so bedarf es keiner weiteren Vorbereitung, um den erwarteten Effekt zu konstatieren. Eine solche ist aber jedesmal erforderlich, wenn es sich darum handelt, die Beschleunigungsnerven der Halsstränge des *n. vagus* oder des *n. sympathicus*, von denen der erstere bekanntlich regelmäfsig, der zweite, wie es scheint, mitunter Hemmungsfasern enthält, nachzuweisen. In diesem Falle müssen die letzteren zunächst ausgeschlossen werden, was man durch Vergiftung des Versuchstiers mit Atropin (Rutherford), Nikotin (Schmiedeberg), Curare in gewisser mittels Probieren festzustellender Dosierung (Boehm) erreichen kann. Die Accelerationswirkungen der Halsvagi und Halssympathici sind aber selbst unter diesen verhältnismäfsig günstigen Umständen meist nur geringfügig und durchaus nicht konstant.

Die Accelerationsnerven des Herzens stehen in der Regel nicht unter der Botmäfsigkeit des Willens, nur ausnahmsweise begegnet man Personen, welche ihr Herz willkürlich und zwar nicht ohne Schaden für ihr Wohlbefinden in stark beschleunigte Thätigkeit versetzen können.[1] Dagegen sind sie es wohl stets, durch deren Vermittelung eine ganze Anzahl psychischer Affekte ihren allbekannten beschleunigenden Einflufs auf den Herzschlag ausübt. Die schnellere Pulsfolge des freudig gestimmten, des zornigen, des geängstigten Menschen oder Tieres dürften weniger auf einer Herabsetzung des Vagustonus als vielmehr auf einer Erregung des den Accelerationsnerven eigentümlichen Hirnzentrums beruhen. Welche andre Ursachen noch aufserdem die Thätigkeit der letzteren während des Lebens wachrufen, wissen wir nicht. Aus Asps[2] Versuchen scheint hervorzugehen, dafs dieselbe unter Umständen auf reflektorischem Wege durch Reizung sensibler Muskelnerven ausgelöst werden könne, jedoch bleibt eine genauere und umfassendere Prüfung dieser Angabe zu wünschen. Möglich ist ferner, dafs auch die sensibeln Lungennerven eine solche reflektorische Beziehung zu den Accelerationsnerven unterhalten, gewifs nach Hering[3], dafs bei Hunden die Dehnung der Lungen durch Aufblasen öfters eine nicht unbeträchtliche Steigerung der Pulsfrequenz bewirkt, so lange die Vagi und folglich auch die mit ihnen zu den Lungen herabsteigenden zentripetalleitenden Fasern unversehrt geblieben sind. Unsicher ist auch, ob die Accelerationsnerven während des Lebens einer tonischen Erregung wie die Vagusfasern unterworfen sind. Von einigen Beobachtern wird berichtet, dafs sich nach Durchtrennung der aus dem obersten Brustganglion hervorgehenden Herzäste die Herzschläge verlangsamen[4], was selbstverständlich auf den Wegfall eines beschleunigenden Einflusses von seiten jener Nerven, also auf die

---

[1] Tarchanoff, Pfluegers *Arch.* 1885. Bd. XXXV. p. 109 u. 198.
[2] Asp, *Arb. a. d. physiol. Anst. zu Leipzig.* 1867. p. 182.
[3] E. Hering, *Wiener Stzber.* Math.-natw. Cl. II. Abth. 1871. Bd. LXIV. p. 333.
[4] v. Bezold, *Unters. üb. d. Innerv. d. Herzens.* Leipzig 1863–64. III. Abth. — Ludwig u. Thiry, *Wiener Stzber.* Math.-natw. Cl. II. Abth. 1864. Bd. XLIX. p. 421. — Stricker u. Wagner, ebenda. III. Abth. 1878. Bd. LXXVII. p. 103. — Tschirjew, *Arch. f. Physiol.* 1877. p. 116.

Existenz eines Tonus hinweisen würde; nach andern ermangelt die bloſse Durchschneidung der Acceleratoren jedes Effektes hinsichtlich der Herzbewegung[1], was wiederum gegen das Bestehen einer tonischen Erregung dieser Nerven spricht. Darin aber stimmen alle untereinander überein, daſs die Accelerationsnerven des Herzens vor allen übrigen Nerven und speziell auch dem Vagus gegenüber durch die auffällig lange Latenzzeit und die ungemein lange Nachdauer ihrer Erregung ausgezeichnet sind. Ganz unklar ist endlich, auf welche peripheren Elemente des Herzens die Accelerationsnerven primär einwirken; sicher ist nur, daſs sie nicht die Bedeutung gewöhnlicher motorischer Nerven haben können; denn weder bedingt jede Momentanreizung derselben eine einmalige Zuckung, noch besteht ein notwendiges Proportionalitätsverhältnis zwischen der Intensität des auf dieselben einwirkenden Reizes und dem Umfang der Herzkontraktionen. Den Fällen, in welchen entweder sämtliche Abschnitte des Herzens, wie beim Frosch, oder nur die Vorhöfe, wie bei der Schildkröte und dem Krokodil, infolge von Erregung der Accelerationsnerven neben einer numerischen Zunahme auch noch eine solche im Umfange erfahren[2], stehen viel häufigere an Warmblütern gesammelte Erfahrungen gegenüber, nach denen die Herzthätigkeit auf Erregung der Accelerationsnerven nur durch Steigerung der Frequenz, nicht aber gleichzeitig durch Verstärkung der einzelnen systolischen Zusammenziehungen gewann; die Accelerationsnerven scheinen vielmehr den ihnen untergebenen peripheren Endapparaten, einen Zustand erhöhter Erregbarkeit zu erteilen, d. h. im Sinne der oben besprochenen Hypothese der Herzbewegung (o. p. 176) die vorhandenen Erregungswiderstände zu verkleinern. Wo dieser ihr Einfluſs sich aber Geltung verschafft, ob in den Ganglienzellen oder in den Muskelfasern des Herzens, muſs für jetzt unentschieden bleiben, da die hierüber vorliegenden Untersuchungen noch keineswegs als beendigt angesehen werden können. BAXT[3] hat zwar darauf aufmerksam gemacht, daſs die nach Reizung der Accelerationsnerven frequenter gewordenen Herzpulsationen eine zeitliche Verkürzung ihrer systolischen Abschnitte erfahren, und daraus auf eine direkte Beeinflussung der Herzmuskulatur von seiten jener Nerven geschlossen. Die Untrüglichkeit dieses Schlusses ist uns aber schon deshalb höchst zweifelhaft, weil auch die direkte Reizung des Herzens unterhalb der Venensinus, und zwar in viel höherem Maſse als diejenige der Accelerationsnerven, frequentere Herzschläge mit verkürzten Systolen bedingt, vorausgesetzt, daſs die Ganglienapparate der Herzwandungen unversehrt geblieben sind. Es scheint

---

[1] M. u. E. CYON, *Arch. f. Physiol. u. Anat.* 1867. p. 389.
[2] GASKELL, *Philosoph. Transact.* 1882. Part. III. p. 993; *The Journ. of Physiol.* 1883/84 Vol. IV. p. 43 u. 1884 Vol. V. p. 46.
[3] BAXT, *Arch. f. Physiol.* 1878. p. 121.

demnach, als ob der von BAXT aufgedeckte Einfluſs der Acceleratoren auf die Dauer der Systole auch durch die erregten Ganglienzellen des Herzens vermittelt werden könne; die Möglichkeit, daſs der Einfluſs der Acceleratoren ebenfalls nur unter Mitwirkung dieser Apparate zustande komme, ist folglich noch nicht für beseitigt zu erachten. Daſs bei gleichzeitiger, aber der Intensität nach verschieden groſser Reizung der Vagi und Acceleratoren die Wirkung der einen Nervenart von derjenigen der andren vermindert und sogar gänzlich unterdrückt wird, gestattet gar keine weitergehenden Schlüsse auf einen eventuell gemeinschaftlichen Angriffspunkt beider.[1] Denn dieses Ergebnis steht nicht nur zu erwarten, wenn Vagi und Acceleratoren mit einem und demselben, sei es muskulären, sei es nervösen Endapparat im Herzen versehen sein sollten, sondern auch wenn jedem von ihnen ein anatomisch gesonderter Herzapparat zuerteilt wäre, dem einen vielleicht in den Bewegungsimpulse entsendenden Gangliengruppen, dem andren in den bewegten Elementen der Muskeln. Alles in allem genommen hat die physiologische Forschung uns demnach eine Reihe von Einzelheiten kennen gelehrt, welche für die Wirkungsweise der Beschleunigungsnerven des Herzens charakteristisch sind; einen klaren Einblick in die Natur der Vorgänge, welche die erregten Acceleratoren im Herzen auslösen, gewährt sie aber nicht, und erteilt uns auch keine sichere Auskunft darüber, welches Element des Herzens dem Einflusse jener Nerven zunächst unterliegt. Diese Lücken unsers Wissens auszufüllen, muſs einer späteren Zeit überlassen bleiben.

Unsre Betrachtung hat sich jetzt einer neuen und zwar der letzten Klasse von Nerven zuzuwenden, welche Herz und nervöse Zentralorgane untereinander in Beziehung setzen. Es sind dies die von E. CYON und C. LUDWIG[2] entdeckten Depressorfasern der Vagi, welche beim Kaninchen als gesondertes Bündel aus dem *n. laryngeus superior* und häufig mit einer zweiten Wurzel aus dem Vagusstamme selbst heraustreten und in Form eines feinen Nervenstämmchens dicht neben dem Halssympathicus herabziehen, um endlich durch den *plexus cardiacus* zum Herzen zu gelangen. Ähnliche anatomische Verhältnisse finden sich auch bei Katzen, gröſsere Abweichungen kommen hingegen bei Hunden vor, denen ein gesondert verlaufender *n. depressor* sogar gänzlich fehlen kann.[3] Die wesentlichste physiologische Bedeutung der Depressorfasern besteht darin, daſs ihre Erregung eine sehr beträchtliche Herabsetzung

---

[1] Vgl. v. BEZOLD, *Unters. üb. d. Innerv. d. Herzens.* Leipzig 1863. III. Abth. — KNOLL, *Wiener Stzber.* Math.-natw. Cl. III. Abth. 1872. Bd. LXVI. p. 169 u. 195. — BOEHM, *Arch. f. exper. Pathol. u. Pharmak.* 1875. Bd. IV. p. 278. — BOWDITCH. *Arb. a. d. physiol. Anst. zu Leipzig.* 1872. p. 259. — BAXT, ebenda. 1875. p. 179. — STRICKER u. WAGNER, *Wiener Stzber.* Math.-natw. Cl. III. Abth. 1878. Bd. LXXVII. p. 133.

[2] E. CYON u. C. LUDWIG, *Arb. a. d. physiol. Anst. zu Leipzig.* 1866. p. 128.

[3] Vgl. BERNHARDT, *Anat. u. physiol. Unters. üb. d. n. depressor bei d. Katze.* Dorpat 1869. — DRESCHFELD u. STILLING, *Ber. üb. d. Fortschr. d. Anat. u. Physiol.* von HENLE u. MEISSNER. 1867. p. 563.

des arteriellen Blutdrucks bewirkt, und zwar nicht vermöge eines in zentrifugaler Richtung dem Herzen, sondern vermöge eines in zentripetaler Richtung der *medulla oblongata* übermittelten Impulses. Es tritt demzufolge die blutdruckvermindernde Wirkung der am Halse durchschnittenen *nervi depressores* nur dann ein, wenn man die zentralen mit dem verlängerten Marke zusammenhängenden, nicht aber, wenn man die mit dem Herzen in Verbindung stehenden peripheren Stümpfe derselben durch Induktionsschläge reizt. Zur Erklärung dieser höchst bemerkenswerten Nervenleistung wird meist angenommen, daſs die Depressorfasern auf dem Wege des Reflexes den Tonus der gefäſsverengenden Nerven, namentlich derjenigen der Baucheingeweide ermäſsigen oder gar aufheben, eine Hauptbahn des Blutes also erweitern und mithin durch Erleichterung des Blutabflusses in die Kapillaren und Venen die fragliche Erniedrigung des Blutdrucks in den Arterien verursachen. In wie weit sich eine solche Anschauung mit den Thatsachen verträgt, soll an einem andren Orte (s. u. Sympathicus) näher geprüft werden, hier genüge es daher, dieselbe angedeutet zu haben.

Neben dem lähmenden Einfluſs auf die Ursprünge der gefäſsverengenden Nerven übt die Reizung der zentralen Depressorstümpfe auch einen erregenden auf das Vaguszentrum in der *medulla oblongata* aus. Derselbe spricht sich in bekannter Weise durch eine Verlangsamung des Herzschlags aus, welche in Fortfall kommt, sobald man beide Vagi (natürlich unterhalb der Abgangsstelle der *nn. depressores*) durchschnitten hat. Ob aber diese zweite Reflexwirkung der Depressoren, welche sie mit vielen sensibeln Nerven der Haut und der Eingeweide teilen, ihnen selbst eigentümlich ist und nicht vielleicht auf Rechnung andrer beigemengter sensibler Nervenfasern kommt, muſs fraglich bleiben; ebensowenig wissen wir darüber etwas Sicheres auszusagen, ob die depressorischen Fasern der Vagi schon in den Ursprüngen der letzteren nachweisbar sind, oder sich denselben erst späterhin zugesellen, und welche peripheren Reize ihre Thätigkeit während des Lebens auszulösen pflegen.

Die trophische Wirkung, welche EICHHORST[1] dem Herzvagus zuschreibt, weil er nach Durchschneidung desselben bei Tauben Verfettung der Herzmuskulation eintreten sah, übergehen wir, da unsre Kontrollversuche völlig negativ ausgefallen sind. Die von uns operierten Tauben starben 8—10 Tage nach der Operation durch Verhungern, wie ihre beträchtliche Abmagerung und die absolute Leere ihres Magens und Darms trotz wohlgefülltem Kropf bewies. Damit soll aber nicht geleugnet werden, daſs fettiger Zerfall des Herzfleisches unter den genannten Umständen überhaupt niemals entstehen könnte. Setzt doch ein Verhungern im Verbande mit erschwerter Atmung, also auch erschwerter Sauerstoffzufuhr (s. u. p. 206), Bedingungen, welche Fettabscheidung aus dem Eiweiſsmolekül begünstigen.

---

[1] EICHHORST, *Die troph. Beziehungen d. n. vagi z. Herzmuskel.* Berlin 1879. — Vgl. ferner ZANDER, PFLUEGERS *Arch.* 1879. Bd. XIX. p. 263. — N. P. WASSILJEW, *Ctrbl. f. d. med. Wiss.* 1879. p. 494.

Der Einflufs des *nervus vagus* auf die Respiration ist ein mehrseitiger, ziemlich komplizierter. Er greift bedingend in den Mechanismus der Respiration ein, indem er teils durch motorische Fasern die mehr untergeordneten Atmungsbewegungen des Kehlkopfes beherrscht, teils reflektorisch durch zentripetalleitende Fasern, welche übrigens möglicherweise mit den in ihm enthaltenen gewöhnlichen sensibeln Nervenfasern identisch sind, die Thätigkeit der im verlängerten Mark befindlichen, die rhythmischen Atembewegungen auslösenden Nervenzentren regelt. Er übt ferner einen Einflufs auf den Chemismus des Atmungsprozesses aus; ob dieser Einflufs ausschliefslich eine sekundäre Folge seiner Einwirkung auf die Atmungsmechanik oder aufserdem noch ein direkter ist, haben wir zu prüfen. Endlich ist er von Einflufs auf die Ernährung der Lungen, insofern seine Lähmung pathologische Veränderungen in den Lungen nach sich zieht, deren ursächliche Beziehungen zum Vagus freilich keineswegs ganz klar sind.

Um den Einflufs des Vagus auf die Mechanik der Atmung verständlich machen zu können, ist es ebenso unerläfslich, die Thätigkeit des nervösen Zentralmechanismus, welcher die Atembewegungen in ihrem eigentümlichen Rhythmus in Gang erhält, und zu welchem die in Rede stehenden Vagusfasern in Beziehung treten, selbst einer genaueren Untersuchung zu unterwerfen, als wir, um den Einflufs des Vagus auf die Herzbewegung zu erörtern, die Physiologie der motorischen Herznervenzentren in Betracht ziehen mufsten. Die Fragen, welche hier zu beantworten sind, lauten ähnlich, wie beim Herzen: Wo liegen das Nervenzentrum oder die Nervenzentren, von denen die motorischen Nerven der Atemmuskeln ohne Zuthun des Willens rhythmisch innerviert werden? Wie kommt in diesem Zentrum die Erregung dieser Nerven zustande? auf sogenanntem „automatischen" Wege, oder durch irgend einen und welchen von aufsen herantretenden Reiz? Wirkt dieser Reiz direkt auf die nervösen Zentralorgane, oder indirekt durch Vermittelung zentripetalleitender (Reflex-)Nerven? Wie kommt der Rhythmus dieser motorischen Erregung zustande? Die Verhältnisse sind dadurch komplizierter als beim Herzen, dafs wir es mit zwei antagonistischen Muskelsystemen, dem In- und Exspirationssystem, von denen allerdings beim normalen Atmen des Menschen nur das erstere in periodischer Thätigkeit ist, zu thun haben, dafs der Modus der Respiration, die Beteiligung sehr verschiedener Muskeln daran in weiten Grenzen wechselt, dafs auch der Wille, welcher machtlos auf das Herz ist, ändernd, und zwar hemmend wie beschleunigend auf die Respiration in ihren beiden Phasen einzuwirken vermag.

Der zentrale Ort, von welchem die Impulse zur rhythmischen Innervation der Atemmuskeln, insbesondere also des Zwerchfells, ihren Ausgang nehmen, ist Gegenstand des Zweifels. Seit den

Versuchen von LEGALLOIS[1] und von FLOURENS[2] hatte sich vielfach die Ansicht Bahn gebrochen, daſs ein als Atemzentrum anzusprechender Bezirk im verlängerten Mark enthalten sei und daselbst durch eine kleine zu beiden Seiten der Mittellinie gelegene Partie grauer Substanz in der Spitze des *calamus scriptorius* dargestellt werde. Von FLOURENS war diese Partie, worauf wir später noch zurückkommen, der Name *noeud vital*, Lebensknoten, erteilt worden, weil ihre Zerstörung bei allen höheren Wirbeltieren, für deren Leben der Gasaustausch in den Lungen unentbehrlich ist, durch rasche Unterbrechung der Atembewegungen sofort oder in kürzester Frist den Tod herbeiführt. Als man nun aber darauf Bedacht nahm den Bezirk, nach dessen Verletzung die Atmung stillsteht, einen bestimmten Platz in dem mikroskopischen Querschnittsbilde der *medulla oblongata* anzuweisen, stieſs man auf Schwierigkeiten, deren Schlichtung noch nicht geglückt ist. Statt aus einer paarigen mehr oder weniger abgegrenzten Ganglienzellengruppe fand GIERKE[3] die für den ungestörten Fortgang der Atmung wesentlichen Teile der *medulla oblongata* aus einem paarigen der Raphe parallel verlaufenden von Ganglienzellen durchsetzten Faserstrang, dem oben (p. 148) erwähnten Respirationsbündel, zusammengesetzt. Dagegen schlieſst wiederum MISLAWSKY[4] aus seinen an Katzen angestellten Versuchen, daſs nicht die Durchtrennung der GIERKEschen Bündel, sondern die Zerstörung zweier Zellengruppen, welche zu beiden Seiten der Raphe nach innen von den Hypoglossuswurzeln und dicht ihnen anliegend in der *formatio reticularis* (s. p. 94. Fig. 181) abgegrenzt werden können, das Erlöschen der Atembewegungen zur Folge hat. Die Lösung dieser Widersprüche bleibt natürlich abzuwarten. Welche von beiden Angaben aber auch in zukünftigen Untersuchungen ihre Bestätigung empfangen wird, jede derselben verträgt sich mit der physiologischen Voraussetzung eines paarigen gangliösen in der *medulla oblongata* gelegenen Atemzentrums, wie es von der Mehrzahl der vorliegenden experimentalen Erfahrungen[5] gefordert und von den wenigen, welche zu gunsten einer andren Lagebestimmung desselben herangezogen worden sind, nicht in Frage gestellt wird. Denn obschon es richtig ist, daſs an jungen Säugetieren[6] und an erwachsenen, wenn sie unter dem erregenden Einfluſs einer schwachen Strychninvergiftung stehen[7], auch nach vollkommener Abtrennung der *medulla oblongata* von der *medulla spinalis* rudimentäre Atembewegungen zur Erscheinung gelangen können, so sprechen diese schwachen Überbleibsel regelrechter

---

[1] LEGALLOIS, *Oeuvres complètes*. Paris 1824. T. I.
[2] FLOURENS, *Cpt. rend.* 1858. T. XLVII. p. 803, 1859 T. XLVIII. p. 1136.
[3] GIERKE, PFLUEGERS *Arch.* 1873. Bd. VII. p. 585; *Ctrbl. f. d. med. Wiss.* 1885. p. 593.
[4] MISLAWSKY, *Ctrbl. f. d. med. Wiss.* 1885. p. 465.
[5] Vgl. auſser d. oben angeführten Abhandl. MARCKWALD, *Arch. f. Physiol.* 1880. p. 441; *Verhandl. d. physiol. Ges. zu Berlin.* 30. Juli 1880. — KNOLL, *Wiener Stzber.* Math.-natw. Cl. III. Abth. 1885. Bd. XCII. p. 328.
[6] BROWN-SÉQUARD, *Journ. de la Physiol.* 1860. T. II. p. 153. — LANGENDORFF, *Arch. f. Physiol.* 1880. p. 518, 1881. p. 519.
[7] ROKITANSKY, *Wiener medicin. Jahrb.* 1874. p. 30. — SCHROFF, ebenda. 1875. p. 324.

Funktionierung eines motorischen Apparats ebensowenig für das Vorhandensein eines im Rückenmark, etwa in den motorischen Ursprungszellen der Atemmuskelnerven, zu suchenden unabhängig thätigen Atemzentrums und gegen die ursächliche Beziehung der *medulla oblongata* zu den normalen Atembewegungen, wie die Schnittbewegungen geköpfter Schildkröten und verwandter Tierarten für die psychische Selbständigkeit des Rückenmarks und gegen die Herkunft der Willensimpulse aus dem Grofshirn.

Sehen wir nun das Atmungszentrum des verlängerten Marks als zugestanden an, so haben wir uns von demselben sowohl die In- als auch die Exspirationsmuskeln innerviert zu denken; denn es liegt weder ein anatomischer noch ein physiologischer Grund zur Entscheidung der Frage vor, ob zwei gesonderte Zentren (Budge, Traube) für die beiden antagonistischen Muskelsysteme anzunehmen sind, oder nur ein einfaches; jedenfalls ist mit Bestimmtheit vorauszusetzen, dafs die motorischen Nerven des einen und des andren Systems von verschiedenen Ganglienzellen entspringen. Im Normalzustand besteht die Thätigkeit dieses Zentrums bei Menschen und Säugetieren darin, nur die Nerven des einen Systems, die Inspirationsmuskeln, rhythmisch in regelmäfsigen Intervallen zu erregen, während die Exspiration passiv in den Pausen dazwischen vor sich geht. Nur unter besonderen, zum Teil schon genannten, zum Teil noch zu besprechenden Umständen tritt auch eine aktive Exspiration, also eine mit der Erregung der Inspiration alternierende Erregung der Exspiratoren ein; wir erinnern beispielsweise an die auf reflektorischem Wege hervorgerufenen kräftigen Exspirationen beim Niesen und Husten. Die nächste Frage ist also: wie kommt in den Ganglienzellen des Atmungszentrums die periodische Erregung der Inspirationsnerven zustande? Die Antwort, mit welcher man sich geraume Zeit begnügte, dafs hier eine „automatische" Thätigkeit vorliege, beruhte auf denselben Gründen, aus denen sie auch für die Thätigkeit des Herzbewegungszentrums gewählt wurde, und bedarf, wie dort, einer näheren Erklärung. In den Ganglienzellen des Atmungszentrums eine selbständige innere Kraftentwickelung ohne jeden äufseren Anstofs anzunehmen, entspricht dem Stande unsres Wissens längst nicht mehr. Sehr früh wurde daher schon das Vorhandensein irgend eines als Reiz für das Atmungszentrum zu bezeichnenden Momentes vorausgesetzt, und der Begriff Automatie nur noch auf die faktische Unabhängigkeit der fraglichen Thätigkeit vom Willen und ihre anscheinend nicht reflektorische Natur begründet. Die Unabhängigkeit vom Willen ergab sich aus der Selbstbeobachtung und der Thatsache, dafs die Entfernung des Gehirns oder die Trennung der *medulla oblongata* von demselben die Thätigkeit des Atmungszentrums nicht aufhebt; die nicht reflektorische Natur erschlofs man, weil man die Atembewegungen auch nach Durchschneidung des Rückenmarks, der Vagi und der Sympathici fortdauern

sah, obwohl auf der andren Seite ein mannigfaches Eingreifen sensibler Erregungen in den Ablauf der Atembewegungen ebenso sicher durch zahlreiche Thatsachen erwiesen war, wie die Möglichkeit eines verändernden Eingreifens des Willens.

Weitere Forschungen lehrten dann die Natur der reizenden Agenzien näher kennen. Es wurde festgestellt, dafs vor allem die Blutgase zu denselben gehörten; denn man fand, dafs diejenigen Änderungen der Blutbeschaffenheit, auf welchen die Umwandlung des arteriellen in venöses Blut beruht, also die Verminderung des Sauerstoff- und die Vermehrung des Kohlensäuregehalts regelmäfsig mit einer Steigerung der Atembewegungen verknüpft waren, dafs hingegen die Sättigung des Blutes mit Sauerstoff und die Entladung desselben von Kohlensäure in dem Grade, in welchem beide Vorgänge während der normalen Atmung statthaben, den entgegengesetzten Erfolg, Abnahme der Atmungsthätigkeit hervorbrachten. Jede Beeinträchtigung des respiratorischen Gaswechsels im Blut führt einen Zustand herbei, welcher sich durch vermehrte Frequenz und Intensität der Atembewegungen charakterisiert und als „Dyspnoe" bezeichnet wird, Steigerung desselben dagegen einen Zustand völliger Atemruhe, den man mit den Namen der Apnoe belegt hat. Es fragt sich nun, welche der beiden gleichzeitigen Änderungen des Gasgehalts, ob die Verarmung des Blutes an Sauerstoff, oder die Zunahme der Kohlensäure die Dyspnoe herbeiführt, und ob ein gewisser Grad von Sauerstoffarmut oder von Kohlensäurereichtum auch unter normalen Verhältnissen die rhythmische Thätigkeit des Atmungszentrums bedingt.

Nachdem sich zuerst W. Mueller[1] auf Grund sinnreicher Experimente dafür entschieden hatte, dafs die eigentliche Ursache der Dyspnoe erstickender Menschen und Tiere in dem Sauerstoffmangel zu suchen sei, glaubte Traube und mit ihm Thiry[2] umgekehrt aus seinen Erfahrungen schliefsen zu müssen, dafs allein der Kohlensäure diese Bedeutung zukäme. Andre Beobachtungen hatten wiederum I. Rosenthal und anfänglich auch Thiry[3] veranlafst, der Anschauung W. Muellers beizutreten, bis zuletzt Dohmen und Pflueger[4], denen Traube[5] späterhin unbedingt zustimmte, nachwiesen, dafs die Wahrheit, wie in vielen Fällen, so auch hier in der Mitte läge, und dafs beide Momente, sowohl die Abnahme

---

[1] W. Mueller, *Wiener Stzber.* Math.-natw. Cl. 1858. Bd. XXXIII. p. 99.

[2] L. Traube bei Marcuse, *De suffocationis imminentis causis et curatione.* Dissert. Berol. 1858, u. *Medicin. Ctrlztg.* 1862. No. 38 u. 39; *Über d. Wesen u. d. Ursache d. Erstickungsersch. am Respirationsapparate.* Rede. Berlin 1867. — Thiry, *Recueil des travaux de la Société médicale allemande de Paris.* Paris 1865. p. 55.

[3] I. Rosenthal, *Die Athembeweg. u. ihre Beziehungen zum Nervus vagus.* Berlin 1862; *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1864. p. 456, 1865. p. 191. — Thiry, *Ztschr. f. rat. Med.* III. R. 1864. Bd. XXI. p. 17.

[4] Dohmen, s. Pflueger, *Unters. a. d. physiol. Laborat. zu Bonn.* Berlin 1865. p. 83. — Pflueger, Pfluegers *Arch.* 1868. Bd. I. p. 61, u. 1877. Bd. XV. p. 88.

[5] L. Traube, *Gesammelte Beitr. z. Pathol. u. Physiol.* Berlin 1871. p. 288 u. 336.

des Sauerstoffs als auch die Zunahme der Kohlensäure im Blute, als Reizmittel für das Atmungszentrum der *medulla oblongata* anzusehen wären. Ein Widerspruch gegen dies Ergebnis sorgfältigster Untersuchungen ist niemals mehr erhoben worden, nur ergänzend hinzugefügt ist demselben, daſs das O-arme Blut vorzugsweise die Zentren des Inspirations-, das CO_2-reiche diejenigen der Exspirationsmuskeln errege[1], wie aus den graphischen Bildern der Atembewegungen von Tieren hervorgeht, deren Lungen das eine Mal ein Strom von Wasserstoff, das andre Mal ein solcher von CO_2 zugeleitet wird. Das Verhalten des Atmungszentrums gegen die Blutgase ist also durchaus verschieden von demjenigen der motorischen Zentren im Herzen, da letztere im allgemeinen unabhängig von dem Gasgehalt funktionieren, weder mit gröſserer Energie arbeiten, wenn sie mit Erstickungsblut in Berührung gebracht werden, noch zur Ruhe kommen, wenn ihnen übermäſsig ventiliertes Blut zugeführt wird.[2] Um so gröſser ist dafür die Übereinstimmung der beiden verschiedenen Zentralapparate dem allgemeinsten aller nervösen Reize gegenüber, der Wärme. Denn gerade so wie die Frequenz der Herzschläge zu- und abnimmt, je nachdem die Temperatur des Herzens innerhalb gewisser Grenzen steigt oder fällt, ebenso diejenige der Atembewegungen, je nachdem die Bluttemperatur wächst oder sinkt. Auſser dem chemischen Reize der Blutgase kommt für das Atmungszentrum der *medulla oblongata* also ferner auch noch der physikalische der Wärme in Betracht.

Unter den Experimenten, welche zur Begründung der eben gemachten Angaben gedient haben, mögen die folgenden noch besonders hervorgehoben werden. Um die reizende Wirkung des Sauerstoffmangels auf das Atmungszentrum zu erweisen, lieſs DOHMEN Kaninchen durch eine in die geöffnete Trachea eingebundene Kanüle reinen Wasserstoff oder Stickstoff, beides ganz unschädliche Gasarten, einatmen. Die Kohlensäure des Blutes konnte somit nach wie vor in die Lungenalveolen übertreten, es war dem Blute nur die Möglichkeit genommen, den verbrauchten Sauerstoff durch neuen zu ersetzen. Als einzige Ursache der starken Dyspnoe, welche sich bei jedem Versuche dieser Art entwickelte, konnte demnach nur der Sauerstoffmangel angesehen werden. Ein objektives Maſs für den Grad der beobachteten Dyspnoe ergaben die spirometrischen (s. Bd. I. p. 323) Bestimmungen der in der Zeiteinheit von 15 Sek. ausgeatmeten Gasmengen. Als Mittelzahl wurde für dieselben aus mehreren Versuchen beim Atmen in atmosphärischer Luft der Wert von 102,41 ccm, beim Atmen in reinem Wasserstoff oder Stickstoff der Wert 191,67 ccm gefunden. Es hatte also die Atmungsgröſse in dem Verhältnis von 102,41 : 191,67, d. i. von 1 : 1,872 zugenommen. Hinsichtlich der Atmungsfrequenz stellte sich ein erheblich kleinerer Zuwachs im Verhältnis von 1 : 1,086 heraus. Die Vermehrung der Atmungsgröſse, welche der Sauerstoffmangel bedingt, beruht demnach weniger auf Steigerung der Atmungsfrequenz als auf Steigerung der Atmungstiefe. In einer zweiten Reihe von Experimenten wurden den Lungen der Versuchstiere nacheinander Gasgemenge aus Stickstoff und Sauerstoff mit

---

[1] BERNSTEIN, *Arch. f. Physiol.* 1882. p. 313.

[2] I. ROSENTHAL, *Bemerk. üb. d. Thätigkeit d. automat. Centren* etc. Erlangen 1875. p. 19. — P. V. ROKITANSKY, *Wiener Stzber.* Math.-natw. Cl. III. Abth. 1876. Bd. LXXIV. p. 165.

verschieden hohem Sauerstoffgehalt zugeführt, und die einzelnen Faktoren der respiratorischen Leistungen wie vorher bestimmt. Das Resultat war, daſs mit der Verringerung des Sauerstoffgehalts der Atemluft die Atmungsgröſse beinahe proportional wächst. Drittens konstatierte DOHMEN, daſs auch die Einatmung solcher Gasgemenge aus Kohlensäure und Sauerstoff, welche von letzterem Gase genügend enthielten, um den Bedarf des Blutes daran völlig zu decken, von ersterem soviel, um selbst eine Mehraufnahme von Kohlensäure in das Lungenblut zu erzwingen, Dyspnoe erzeugt, d. h. daſs Reizung des Atmungszentrums auch ohne Bestehen von Sauerstoffmangel bei alleiniger Steigerung des Kohlensäuregehalts im Blute erfolgt. Den fehlenden Nachweis, daſs in den vorstehenden Versuchsfällen wirklich die vorausgesetzten Mengenveränderungen der Blutgase vorgelegen haben muſsten, lieferte endlich PFLUEGER durch die volumetrische Bestimmung der an das TORRICELLIsche Vakuum abgegebenen Blutgase dyspnoëtischer Hunde. Die von ihm mitgeteilten Analysen lassen jeden Zweifel an der Berechtigung der DOHMENschen Annahmen schwinden. Denn ganz im Einklange mit denselben fand sich, daſs das Blut von Hunden, welche nach Einatmen von reinem Stickstoff dyspnoëtisch geworden waren, ein Gasgemenge ergab, welches lediglich durch einen sehr bedeutenden Minderbetrag an Sauerstoff von der Norm abwich, daſs sich dagegen die Blutgase von Hunden, bei denen die Dyspnoe durch Einblasung eines Sauerstoff-Kohlensäuregemisches von den oben bezeichneten Eigenschaften erzeugt worden war, vor den Blutgasen normalen Hundebluts wirklich nur durch einen Mehrbetrag von Kohlensäure auszeichneten.

Schlieſslich haben wir noch zweier Experimente zu gedenken, aus welchen der Einfluſs der Temperatur auf das Atmungszentrum sehr klar hervorgeht. In dem einen derselben, welches wir A. FICK und GOLDSTEIN[1] verdanken, wird die bloſsgelegte Carotis eines Hundes mit einem wasserdicht schlieſsenden Gefäſse umgeben, durch welches man einen raschen Strom heiſsen oder kalten Wassers führen, das hirnwärts flieſsende Blut also schnell erhitzen oder abkühlen kann. Der Rhythmus der Atmung zeigt in beiden Fällen die erheblichsten Veränderungen; im ersteren Falle, bei steigender Temperatur der Hirnzentren erfolgt alsbald eine erhebliche Beschleunigung, im zweiten Falle, bei sinkender Temperatur, eine auſserordentliche Verlangsamung der Atmung. Das zweite wegen der genaueren Lokalisation des Temperatureinflusses sich noch mehr empfehlende Versuchsverfahren rührt von FREDERICQ[2] her und besteht darin, den entblöſsten unteren Abschnitt der *medulla oblongata* bei einem regelmäſsig atmenden Tiere (Kaninchen) durch Auflegen kleiner erbsengroſser Eisstückchen direkt abzukühlen. Die starke Abnahme der Atemfrequenz, welche hiernach fast augenblicklich bemerkbar wird, beweist zugleich strenger als irgend ein andrer Versuch, daſs die Innervationsimpulse der Atemmuskeln der *medulla oblongata* und nicht der *medulla spinalis* entstammen (s. o. p. 197).

Daſs ein Stoff wie die Kohlensäure als Nervenreiz funktioniert, hat nichts Befremdliches, auffällig könnte aber erscheinen, daſs auch dem Mangel eines Stoffes, des Sauerstoffes, eine positive Reizwirkung beigemessen wird. Selbstverständlich soll damit aber nicht ausgedrückt werden, daſs die Abwesenheit des Sauerstoffs als solche den Reiz bildet, sondern nur, daſs bei unzureichendem Gehalt des Blutes an diesem Gase innerhalb des respiratorischen Nervenapparats Bewegungsvorgänge hervortreten, welche die normale Thätigkeit des-

---

[1] GOLDSTEIN, *Üb. Wärmedyspnoe.* Dissert. inaug. Würzburg 1871; *Stzber. d. phys.-med. Ges. in Würzburg.* 1871. p. IX, abgedr. in *Verhandl. d. phys.-med. Ges. in Würzburg.* N. F. 1872. Bd. II. — FICK, PFLUEGERS *Arch.* 1872. Bd. V. p. 38. — GAD, *Stzber. d. phys.-med. Ges. in Würzburg.* 1881.

[2] FREDERICQ, *Arch. f. Physiol.* 1883. Supplmtb. p. 51.

selben steigern, bei Sauerstoffzufuhr, d. h. also durch den Sauerstoff selbst auf ein niedrigeres Maſs herabgedrückt werden. Ähnlich wie die Abschneidung der erforderlichen Nahrungsmittel oder Getränke unfehlbar die Entstehung gewisser Nervenerregungen bedingt, löst auch die Entziehung des Sauerstoffs solche aus, nur daſs sich dieselben im ersteren Falle meist subjektiv durch die Allgemeingefühle des Hungers und Durstes dem individuellen Bewuſstsein bemerklich machen, im zweiten Falle auch objektiv in der gesteigerten Thätigkeit bestimmter Muskelgruppen zutage treten.

Um sich von der Reizwirkung des Sauerstoffmangels ein greifbares Bild zu verschaffen, könnte man sich vorstellen, daſs irgend ein Bestandteil des Blutes, welcher bei hinreichendem Gehalte desselben an Sauerstoff von diesem gebunden oder zerstört wird, bei fehlendem Sauerstoff frei wird und dann reizende Eigenschaften entwickelt. In erster Linie wäre hier also an die geringen Mengen reduzierbarer Körper zu denken, welche A. Schmidt und Pflueger im Erstickungsblute nachgewiesen haben[1] und welche in der That einen Teil des zugeführten Sauerstoffs chemisch zu binden vermögen, d. i. unfähig machen, in das Vakuum der Geisslerschen Luftpumpe überzugehen. Von der Hypothese I. Rosenthals, daſs das sauerstofffreie Hämoglobin selbst das fragliche Reizmittel bilde, kann deshalb abgesehen werden, weil diese Substanz bekanntlich nicht im Blute gelöst, sondern an die Blutzellen gebunden vorkommt und von den erregbaren Elementen des Nervensystems allerorts durch die Gefäſswandungen getrennt bleibt. Man kann sich aber auch zweitens in wesentlicher Übereinstimmung mit Pflueger[2] ein andres Bild von dem Vorkommen jener Körper machen, welche im sauerstoffarmen Zustande die Bedeutung von Nervenreizen erlangen: man kann sich daran erinnern, daſs der Sauerstoff während des normalen Stoffwechsels durch Diffusion aus dem Blute in die Gewebe übertritt, um dort festere Verbindungen zu schlieſsen, und daſs ferner die Moleküle der lebenden Gewebe beständig in einer fortwährenden Umlagerung begriffen sind, bei welcher Sauerstoffatome und Kohlenstoffatome miteinander in Berührung kommen und sich zu Kohlensäure verbinden. Es werden demnach fortwährend neue sauerstoffbedürftige Atomkomplexe in den Geweben selbst, in unsrem Falle also in der nervösen erregbaren Substanz des respiratorischen Apparats geschaffen, es wäre folglich ganz wohl möglich, daſs der Sauerstoffmangel Reizstoffe nicht allein im Blute, sondern auch innerhalb der erregbaren Substanz selbst entstehen läſst. Bei der weiteren Ausführung dieser Hypothese gelangt Pflueger zu einer äuſserst detaillierten Ausmalung der inter- und intramolekularen Sauerstoffbewegung der erregbaren Substanzen, wegen deren wir jedoch auf die Originalabhandlung verweisen müssen.

Gegenüber der reizenden Wirkung, welche nach einer jetzt wohl allseitig anerkannten Annahme der Sauerstoffmangel im Blute auf das Atmungszentrum ausübt, hatte man vielfach eine lähmende vorausgesetzt, welche der Sauerstoffüberschuſs im Blute besitzen, und kraft deren er den oben erwähnten Ruhezustand des Atmungszentrums, die Apnoe, bedingen sollte. Abgesehen davon, daſs auch durch die reichlichste Ventilation des Lungenblutes mittels künstlicher Einblasungen keine erhebliche Zunahme der schon unter normalen Atmungsverhältnissen fast vollkommen bis zum Sättigungspunkte absorbierten Blutsauerstoffs erwartet werden kann, ist mit Recht daran erinnert worden[3], daſs bei anderweitig erzwungenem die Norm wirklich überschreitenden Anwachsen des O-Gehalts im Blute, z. B. beim Atmen in reinem O oder unter erhöhtem Luft-

---

[1] Vgl. dieses Lehrb. Bd. I. p. 51.
[2] Pflueger, Pfluegers *Arch.* 1875. Bd. X. p. 327, 343, 1877. Bd. XV. p. 88, 96.
[3] Hoppe-Seyler, *Ztschr. f. physiol. Chem.* 1879. Bd. III. p. 105.

druck, niemals Apnoe eintritt. Hiernach wird also hinfort bei der Erklärung der letzteren aus veränderten Quantitätsverhältnissen der Blutgase von dem vermuteten betäubenden Einfluſs des O-Überschusses auf das Atmungszentrum Abstand genommen und der Hauptaccent auf die in allen Fällen ausgiebiger Lungenlüftung eintretende Verminderung des CO_2-Gehalts im Blute gelegt werden müssen[1], durch welche dem Atmungszentrum ein wesentliches Reizmoment entzogen wird. Eine zweite Ursache der Apnoe, die Reizung atmunghemmender Vagusfasern, werden wir später kennen lernen.

Die Natur und Wirkungsart der Reizursachen, deren Einfluſs auf die Atembewegung wir bisher betrachtet haben, gestattet kaum zu zweifeln, daſs die nämlichen Reizursachen auch die wesentliche Veranlassung der normalen Atembewegungen bilden. Denn alles, was wir von solchen kennen gelernt haben, findet nicht allein die Bedingungen seiner Entstehung in den normalen Lebensvorgängen selbst, sondern bestimmt auch innerhalb gegebener Grenzen durch seine jeweilige Gröſse diejenige der Atembewegungen. Mit besonderer Schärfe tritt dieses Abhängigkeitsverhältnis zwischen Reizursache und Wirkung in dem früher erwähnten Zustande der Apnoe, der Atemruhe, hervor, welche wir an tracheotomierten Tieren dadurch erzeugen können, daſs wir durch eine beschleunigte Ventilation der Lungen den Betrag der Blutkohlensäure bis auf das mögliche Minimum verkleinern, denjenigen des Blutsauerstoffs bis zu dem überhaupt erreichbaren Maximum steigern. Das physiologische Bedürfnis des lebenden Organismus, die Beseitigung der schädlichen Kohlensäure und die Beschaffung des notwendigen Sauerstoffs ist also thatsächlich in wundervoller Weise mit der Gröſse derjenigen physiologischen Leistung verknüpft, welche die Befriedigung jenes Bedürfnisses ermöglicht, es ist, um uns einer PFLUEGERschen[2] Redeweise zu bedienen, die Ursache jenes Bedürfnisses zugleich die Ursache seiner Befriedigung. Wächst dasselbe aus irgend einem Grunde, so nimmt die Atmungsgröſse zu, es tritt Dyspnoe ein, wird demselben vollständig Genüge geleistet, so hört die Atembewegung auf, es tritt Apnoe ein. Indessen, muſs hinzugefügt werden, umfaſst diese teleologische Ausdrucksform keineswegs den ganzen objektiven Sachverhalt. Ein sehr bedeutungsvoller Atmungsreiz, den wir bald näher kennen lernen werden und der in gar keiner Beziehung zu dem respiratorischen Gaswechsel steht, bleibt von derselben ausgeschlossen. Wer jene Ausdrucksform also wählt, hat sich ihrer jedenfalls beschränkten Anwendbarkeit zu erinnern und sich davor zu hüten, in ihr einen erschöpfenden Ausdruck des Thatsächlichen zu suchen.

Zur Unterscheidung der oben genannten Atmungstypen, der Dyspnoe und Apnoe, kann das normale Atmen als Eupnoe bezeichnet werden. Während die Dyspnoe in allen möglichen Intensitätsgraden unter pathologischen Lebens-

---

[1] Vgl. MIESCHER-RÜSCH, *Arch. f. Physiol.* 1885. p. 355.
[2] PFLUEGER, PFLUEGERS *Arch.* 1877. Bd. XV. p. 76.

umständen zur Beobachtung gelangt, begegnet man der Apnoe beim Fötus während seiner intrauterinen Lebensperiode als einem ganz normalen Zustande. Während dieser Entwickelungsepoche findet die respiratorische Diffusion der Blutgase in dem Placentarkreislaufe von Mutter und Frucht statt, und zwar so ausgiebig, daſs es bei dem verhältnismäſsig unbedeutendem Stoffwechsel des embryonalen Körpers zu einem Sauerstoffmangel niemals kommt, so lange der Placentarkreislauf ungestört verläuft. Wird dieser aber irgendwie unterbrochen, z. B. durch den Geburtsakt, bei welchem sich die Placenta von der Uteruswand ablöst, so bleibt der Sauerstoffmangel auch nicht aus, und mit ihm erfolgt dann der erste Atemzug des Neugeborenen. Daſs aber gerade der Sauerstoffmangel und wohl auch der gleichzeitig vorhandene Zuwachs der Blutkohlensäure wenigstens normalerweise den Beginn der Atmung bei Neugeborenen veranlaſst, nicht etwa der Eintritt des Sauerstoffs in die sich erweiternden Lungen (J. Mueller) oder der Kältereiz der atmosphärischen Luft, beweist das vivisektorische Experiment an trächtigen Tieren, deren Früchte sofort Atembewegungen machen, wenn man bei geöffnetem Uterus ohne Verletzung der Eihüllen die Nabelgefäſse unterbindet oder das Muttertier durch Verschlieſsung von Nase und Mund erstickt, in welchem Falle das Fötalblut in der Placenta Sauerstoff an das mütterliche Blut abgibt statt solchen aufzunehmen.[1]

Ist nun aber auch eine ganze Zahl äuſserer Reizursachen ermittelt, von welchen die Auslösung der normalen Atembewegungen abhängt, so bleibt doch immer noch zu erläutern, wie dieselben ungeachtet ihrer stetigen Wirkung eine rhythmisch unterbrochene Thätigkeit des Respirationsapparats bedingen können, und welche Abschnitte des letzteren denselben zu Angriffspunkten dienen. Was zunächst die Frage nach der Ursache des Atmungsrhythmus betrifft, so läſst sich darüber wenig Thatsächliches beibringen. J. Mueller half sich mit der allgemeinen Behauptung, der Rhythmus müsse in einer besonderen Einrichtung des Zentralorgans begründet sein, und I. Rosenthal überträgt nur das hypothetische Schema, dessen sich Pflueger[2] zur Erläuterung der nervösen Erregungsvorgänge im allgemeinen bedient hat, auf die Ganglienzellen des Atmungszentrums gerade so, wie v. Bezold dasselbe zur Erläuterung des Herzrhythmus herangezogen hat. Er stellt sich dementsprechend vor, daſs dem Übergang der Erregung von jenen Ganglienzellen auf die motorischen Nerven der Respirationsmuskeln ein Widerstand entgegenstehe, die Erregung der Ganglienzellen durch den stetigen Reiz also erst bis zu einer gewissen Höhe angewachsen sein müsse, ehe sie zum Durchbruch gelangen könne; habe sich aber die angesammelte Spannkraft während desselben teilweise entladen, so gewinne der Widerstand sein altes Übergewicht, um bei der unaufhörlich stattfindenden Ansammlung neuer Spannkräfte abermals überwunden zu werden u. s. f. Es ist richtig, daſs diese bildliche Vorstellung dem Verständnis der fraglichen Erscheinung zu Hilfe

---

[1] H. Schwartz, *Die vorzeitigen Athembewegungen. Ein Beitrag z. Lehre v. d. Einwirk. d. Geburtsactes auf d. Frucht.* Leipzig 1858. — I. Rosenthal. *Die Athembewegungen u. ihre Beziehungen zum Nervus vagus.* Berlin 1862. — Pflueger, Pfluegers *Arch.* 1868. Bd. I. p. 67, 81. — Zweifel, *Arch. f. Gynaekol.* 1876. Bd. IX. p. 291. — Zuntz, Pfluegers *Arch.* 1877. Bd. XIV. p. 605.

[2] Pflueger, s. dieses Lehrb. Bd. I. p. 675.

kommt, aber auch klar, dafs sie auf ganz hypothetischem Boden beruht.

Welcher Art jener angenommene Widerstand ist, in welchen Teilen des Mechanismus er liegt, erfahren wir nicht. Sicher ist nur soviel, dafs er nicht auf einer Ermüdung der motorischen Atmungsnerven oder der Atmungsmuskeln beruht, da sich dieselben bekanntlich willkürlich in lang dauernde Thätigkeit versetzen lassen. Zu einer befriedigenden Erklärung des Atmungsrhythmus fehlt demnach das Material in noch höherem Grade, als zur Erklärung des Herzrhythmus. Was zweitens den Angriffspunkt des Atmungsreizes anbelangt, so suchen ihn die einen, wie ROSENTHAL, in den Ganglienzellen des Atmungszentrums selbst, während andre (M. HALL, VOLKMANN, L. TRAUBE[1]) ihn in die peripheren Enden zentripetalleitender Nerven verlegen und erst durch deren Erregung reflektorisch die Thätigkeit des Atmungszentrums ausgelöst werden lassen. Prüft man die von beiden Seiten her vorgebrachten Gründe, so ergibt sich folgendes. Erstens darf unsers Erachtens nicht zweifelhaft sein, dafs die zentralen Ursprünge der Atmungsnerven in der *medulla oblongata* von den uns bisher bekannt gewordenen Atmungsreizen mindestens in Erregung versetzt werden k ö n n e n. Den Beweis dafür erblicken wir mit ROSENTHAL in den Atembewegungen von Tieren, denen man das Hirn von der *medulla oblongata* abgetrennt, ferner beide Vagi und das Rückenmark unterhalb des Abgangs der Zwerchfellnerven durchschnitten hat. RACHS[2] Angabe, dafs die Atmungsbewegungen von Kaninchen sofort erlöschen, wenn man die beiden zuletzt genannten operativen Eingriffe mit der beiderseitigen Durchschneidung der noch unversehrt gebliebenen fünf obersten hinteren Rückenmarkswurzeln verbindet, entbehrt der thatsächlichen Begründung[3], ebenso wenig vermögen wir diejenige v. WITTICHS[4] zu bestätigen, dafs enthirnte Frösche keine Respirationsbewegungen mehr wahrnehmen lassen, sobald man die von den Lungen an die *medulla oblongata* übermittelten Reflexerregungen, sei es durch Exstirpation beider Lungen, sei es durch Unterbrechung ihrer Gefäfsverbindung mit dem Herzen oder der Nervenverbindung mit dem verlängerten Marke beseitigt. Wenn wir uns nun aber auch ganz entschieden dafür erklären müssen, dafs die *medulla oblongata* selbst für die Atmungsreize des Blutes empfänglich ist, so soll damit keineswegs gesagt werden, dafs dieselbe nicht gleichzeitig auch auf reflektorischem Wege zu der rhythmischen Innervation der Atem-

---

[1] VOLKMANN, *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1841. p. 332. — MARSHALL HALL, *Abhandl. üb. d. Nervensystem.* (Übers. von KUERSCHNER.) Marburg 1840. p. 78 u. 93. — L. TRAUBE, *Ges. Beitr. z. Pathol. u. Physiol.* Bd. II. 2. Abth. 1871. p. 890.

[2] RACH, *Quomodo med. obl., ut respir. motus efficiat, incitetur.* Dissert. Königsberg 1863.

[3] I. ROSENTHAL, *Bemerk. üb. d. Thätigkeit d. automat. Nervencentren* etc. Erlangen 1875. p. 61.

[4] v. WITTICH, *Arch. f. pathol. Anat.* 1866. Bd. XXXVII. p. 322.

muskulatur veranlaſst sein könnte. Ganz im Gegenteil ist diesem zweiten Erregungswege eine wesentliche Bedeutung neben dem erstbezeichneten für das Zustandekommen der normalen Atembewegungen zuzusprechen, wie am besten der reflektorische Einfluſs der Vagi lehrt, dessen Beschaffenheit wir erst jetzt einer näheren Betrachtung unterwerfen können. Dieselben zwei Hauptversuchswege, welche zur Ermittelung der Beziehungen des Vagus zur Herzthätigkeit geführt haben, sind zur Erforschung seiner Beziehungen zu der so ungemein analogen rhythmischen Atembewegung benutzt worden: die Beobachtung der Folgen der Durchschneidung und der Reizung des Nerven.

Durchschneidet man beide Vagi am Halse, so tritt konstant eine beträchtliche Abnahme der Zahl der Atemzüge ein, während die Zahl der Herzschläge sich umgekehrt vermehrt. Durchschneidung nur eines Vagus hat nur eine geringe, zuweilen gar keine Verminderung der Atemfrequenz zur Folge. NASSE sah nach Durchschneidung beider Vagi die Zahl der in einer Minute erfolgenden Atemzüge bei Hunden von 18 auf 5 herabsinken; VALENTIN fand im Durchschnitt eine Verminderung der Frequenz um $^7/_{10}$, wenn dagegen eine Luftröhrenfistel angelegt war, nur um $^5/_{10}$. Die trotz der Trachealfistel eintretende, wenn auch geringere Abnahme beweist, daſs letztere nicht etwa ausschlieſslich die Folge der durch die Operation bewirkten Lähmung der vom *laryngeus inferior* versorgten Kehlkopfmuskeln und der dadurch bedingten Glottisverengerung sein kann, was auſserdem durch die Thatsache widerlegt wird, daſs nach vorhergegangener Durchschneidung der *nn. laryngei inferiores* die Vagusdurchschneidung noch eine beträchtliche weitere Abnahme der Respirationsfrequenz hervorbringt (TRAUBE). Die in Rede stehende Operation ändert aber nicht allein die Zahl, sondern auch die Tiefe und den Modus der Atembewegungen; die Tiefe nimmt erheblich zu, um das doppelte und mehr, der negative Inspirationsdruck steigt nach WUNDT auf das fünffache, die Respiration erscheint überhaupt erschwert, kurz es treten alle Zeichen einer mit verringerter Atemfrequenz gepaarten Dyspnoe ein. Die abnorm lange anhaltende, angestrengte Inspiration wird von einer jedesmaligen Hebung des Kopfes und stark ausgeprägten Bewegungen der Nasenflügel begleitet (auch wenn eine Luftröhrenfistel angelegt ist); es beteiligen sich an ihr, auſser dem stärker als in der Norm sich zusammenziehenden Zwerchfell und den Inspirationsmuskeln des Thorax, auch solche, welche bei der gewöhnlichen Einatmung unthätig sind. Auf diese Inspiration folgt eine rasche stoſsweise Exspiration, indem das Zwerchfell rasch erschlafft, zuweilen nach TRAUBE und ROSENTHAL auch aktive Wirkung von Exspirationsmuskeln, insbesondere der Bauchmuskeln hinzutritt. An die Exspiration schlieſst sich eine lange Pause an, auf deren Rechnung hauptsächlich die Frequenzabnahme der Atemzüge kommt. Um zu

entscheiden, ob diese Änderungen der Atmungsmechanik der Ausdruck einer Vermehrung oder Abnahme der Thätigkeitsgröfse des Atmungszentrums sind, verglichen WUNDT und ROSENTHAL nach verschiedenen Methoden die Atmungsgröfse vor und nach der Vagussektion. ROSENTHAL verwendete als Mafs derselben die in gegebener Zeit exspirierte Luftmenge. Es stellte sich heraus, dafs bei Vögeln (Tauben) die Atmungsgröfse unmittelbar nach der Operation auf etwa $^1/_3$ herabsank, während sie bei Kaninchen anfangs ungeändert blieb und sich erst später infolge der pathologischen Veränderungen des Lungengewebes verringerte.

Hinsichtlich der Natur des Einflusses, welchen der Vagus nach diesen Erfahrungen unbestreitbar auf die Atmungsmechanik ausübt, wird man sich vor allem darüber zu einigen haben, ob derselbe durch zentrifugal- oder zentripetalleitende Vagusfasern vermittelt wird, d. i. auf direktem oder auf indirektem, also reflektorischem Wege zustande kommt. Das Experiment, welches hierüber entscheidet, besteht aus der abwechselnden Reizung der peripheren und der zentralen Stümpfe der durchschnittenen Vagi und belehrt uns, dafs die Reizung der ersteren ohne jede Frage gar keinen Einflufs auf die Atmung ausübt, wohl aber diejenige der letzteren. Damit ist aber die reflektorische Natur der Vaguswirkung aufser allem Zweifel gestellt, zugleich aber die nähere Erkenntnis derselben von dem genauen Studium derjenigen Erscheinungen abhängig gemacht, welche von den zentralen mit der *medulla oblongata* in Verbindung gebliebenen Stümpfen der Vagusstämme und Vagusäste durch Reizungen verschiedensten Grades und verschiedenster Form erhalten werden können. Das Verdienst, diese von vielen Forschern[1] betretene, an widerspruchsvollen Ergebnissen reiche Versuchsbahn geebnet und gangbar gemacht zu haben, gebührt I. ROSENTHAL.[2] Erst nachdem von ihm gezeigt worden war, dafs der Vagus der *medulla oblongata* zweierlei Arten zentripetalleitender Fasern zuführt, sowohl Fasern, deren Erregung die Inspirationsmuskeln, vor allen das Zwerchfell, zu tetanischer Kontraktion veranlafst, als auch Fasern, deren Erregung

---

[1] Vgl. L. TRAUBE, *Ztschr. d. Vereins f. Heilk.* 1847. No. 5. p. 20. — J. BUDGE, *Cpt. rend.* 1854. T. XXXIX. p. 749; *Arch. f. pathol. Anat.* 1859. Bd. XVI. p. 433; *Ztschr. f. rat. Med.* III. R. 1864. Bd. XXI. p. 269. — KOELLIKER u. H. MUELLER, *Verhandl. d. physik.-medicin. Ges. zu Würzburg.* 1855. Bd. V. p. 213. — ECKHARD, *Grundz. d. Physiol. d. Nervensyst.* Giefsen 1854. p. 135. — H. NASSE, *Arch. f. wiss. Heilk.* 1855. Bd. II. p. 327. — LINDNER, *De nerv. vag. in respir. effic.* Dissert. Berol. 1854. — SNELLEN, *Onderzoek. ged. in het phys. Labor. d. Utrechtsche Hoogeschool.* Jaar VII. p. 121. — V. HELMONT, *Über d. reflect. Bez. d. n. vag. zu d. mot. Nerven d. Athemmusk.* Dissert. Giefsen 1856. — PFLUEGER, *Über d. Hemmungsnervensystem d. peristalt. Beweg. d. Gedärme.* Berlin 1857. p. 10. — AUBERT u. TSCHISCHWITZ, MOLESCHOTTS *Unters. z. Naturl.* 1857. Bd. III. p. 272. — LOEWINSOHN, *Exper. de nerv. vag. in respir. vi.* Dissert. Dorpat. 1858. — CL. BERNARD, *Leçons sur la physiol. et la pathol. du système nerv.* Paris 1858. T. II. p. 344. — OWSJANNIKOW, *Arch. f. pathol. Anat.* 1860. Bd. XVIII. p. 572. — WUNDT, *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1855. p. 269. — MOLESCHOTT, MOLESCHOTTS *Unters. z. Naturl.* 1865. Bd. IX. p. 59.

[2] I. ROSENTHAL, *Cpt. rend.* 1861. T. LII. p. 574; *Die Athembew. u. ihre Bezieh. z. n. vagus.* Berlin 1862; *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1862. p. 226, 1864. p. 456, 1865. p. 191; *Bemerk. üb. d. Thätigkeit d. automat. Nervencentren, insbesondere üb. d. Athembewegungen.* Erlangen 1875; HERMANNS *Handb. d. Physiol.* 1880. Bd. IV. Abth. 2.

im Gegensatz zu den früheren eine anhaltende Erschlaffung des Zwerchfells bewirkt und den inspiratorischen Impuls des Atmungszentrums aufhebt, kurz also Hemmungsnervenfasern, erst nach Feststellung dieses allen früheren Forschern entgangenen Umstandes konnte davon die Rede sein, die Reflexwirkungen der erregten Vagi auf die Atmungszentren im verlängerten Mark einer fruchtbringenden Zergliederung zu unterziehen. Den Ausgang der ROSENTHALschen Untersuchungen bildet der wichtige, nachträglich sehr allgemein bestätigte Befund, daſs der obere Kehlkopfsast des Vagus, der *n. laryngeus superior*, einen echten Hemmungsnerven für die Atembewegungen darstellt, gerade so wie wir in dem Accessoriusteil einen solchen für die Herzbewegungen erkannt haben. Zunächst die Thatsachen selbst nach den Angaben ihres Entdeckers. Beiderseitige Durchschneidung des *laryngeus superior* bedingt eine äuſserst geringe Abnahme der Respirationsfrequenz, Reizung des zentralen Endes eines oder beider oberen Kehlkopfnerven mit schwachen elektrischen Strömen erzeugt eine solche in höherem Grad, und Reizung mit stärkeren Strömen einen Stillstand des Zwerchfells in völliger Erschlaffung; höchstens zeigen sich an demselben noch unregelmäſsige kleine passive Bewegungen, durch stoſsweise Bewegungen des Brustkorbes hervorgebracht; dauert die starke Reizung zu lange, so tritt trotz derselben neue Kontraktion des Zwerchfells ein. Die Abnahme der Atmungsfrequenz bei schwacher Reizung beruht ebenfalls auf einer Verlängerung desjenigen Stadiums, in welchem das Zwerchfell erschlafft ist; die durch längere Pausen getrennten Kontraktionen desselben fallen kräftiger aus als vor der Reizung. Sind vorher beide Vagusstämme am Halse durchschnitten, so gelingt es schwer, durch Reizung der Laryngei eine dauernde Erschlaffung des Zwerchfells zustande zu bringen, die dann so mächtigen Kontraktionen desselben aufzuheben. Bei stärkeren Graden anhaltender Reizung der Laryngei tritt Husten ein, d. h. bei fortdauernder Erschlaffung des Zwerchfells aktive stoſsweise oder tetanische Kontraktion der Exspirationsmuskeln des Thorax, derselbe Komplex von Erscheinungen, aus welchem der im Leben reflektorisch durch Reizung der Laryngeienden in der Kehlkopfschleimhaut hervorgerufene Husten besteht. Die Resultate der sorgfältigen Versuche ROSENTHALS über die Wirkung der zentralen Vagusreizung sind folgende. Reizt man das zentrale, möglichst isolierte Ende eines durchschnittenen Vagus mit Induktionsströmen, während der andre unversehrt ist, so tritt bei einer gewissen Dichtigkeit der Ströme regelmäſsig eine unzweifelhafte dauernde Kontraktion des Zwerchfells ein, welche, wenn die Reizung kurze Zeit anhält, häufig dieselbe überdauert, bei fortgesetzter Reizung aber entweder allmählich in Erschlaffung übergeht (infolge der Ermüdung des Zwerchfells), oder eine Reihe kleiner häufiger Bewegungen des Zwerchfells (wenn der gereizte Vagus früher ermüdet)

weicht. Schwache Reizung innerhalb gewisser Grenzen bewirkt Beschleunigung der Atmung, welche leicht, wenigstens zeitweise, in Stillstand übergeht, wodurch eine Verlangsamung der Respiration vorgespiegelt werden kann. Wird jetzt auch der zweite bisher noch unversehrt gebliebene Vagus durchschnitten, so führt die Wiederholung der Reizversuche zu den gleichen Resultaten, nur dafs es stärkerer Ströme bedarf als vorher, um dauernden Tetanus des Diaphragma zu erzielen, und dafs die Stromstärken, welche Beschleunigung des infolge der beiderseitigen Vagusdurchtrennung verlangsamten Atmens hervorrufen, in weniger engen Grenzen eingeschlossen liegen. Ebenso verhält es sich, wenn die zentralen Enden beider durchschnittenen Vagi gleichzeitig gereizt werden. Aus diesen Angaben, deren experimentelle Bestätigung wenig Schwierigkeiten bereitet, folgt ohne weitere Auseinandersetzung, dafs Reizung der zentralen Vagusstümpfe (unterhalb des Abgangs der *nn. laryngei superiores*) der Regel nach eine tetanische Innervation der *nn. phrenici* von seiten des Atmungszentrums hervorruft. Eine besondere Erklärung erheischt nur der Umstand, dafs demungeachtet bisweilen doch ein gerade entgegengesetzter Erfolg beobachtet wird, nämlich Erschlaffung des Zwerchfells. Von ROSENTHAL ursprünglich auf die Einwirkung mehr zufälliger Momente bezogen, als da sind, unbeabsichtigte Mitreizung der *nn. laryngei superiores*, deren Hemmungseinflüsse die erregenden der Vagusstämme bei gleichstarker elektrischer Reizung überwiegen, ferner Schmerzempfindungen, welche bei nicht narkotisierten Versuchstieren während der Vagusreizung von andern sensibeln Nerven ausgelöst werden und zu exspiratorischen Bewegungen, bisweilen geradezu zum Schreien, Veranlassung geben können, mufs dieselbe jetzt auf Grund verschiedener von ROSENTHAL[1] übrigens anerkannter Thatsachen[2], welche unzweideutig darthun, dafs Reizung der zentralen Vagusstümpfe auch deshalb Stillstand der Zwerchfellbewegung hervorbringen kann, weil die Vagusstämme unterhalb der *laryngei superiores* neben Erregungsfasern des Atmungszentrums zugleich Hemmungsfasern wie die *laryngei superiores* enthalten, als eine regelrechte Hemmungswirkung der gereizten Vagusstämme selbst angesehen werden. Woher die erregenden Fasern gewöhnlich bei gleichzeitiger und gleichstarker elektrischer Reizung die hemmenden an Wirkungskraft übertreffen, kann seinen Grund entweder darin haben, dafs diese jenen an Zahl, oder dafs sie ihnen an Erregbarkeit überlegen sind.

---

[1] I. ROSENTHAL, *Bemerk. üb. d. Thätigkeit d. automat. Nervencentren* etc. Erlangen 1875. p. 43, 58.

[2] J. BUDGE, *Ztschr. f. rat. Med.* III. R. 1864. Bd. XXI. p. 269. — BURKART, PFLUEGERS *Arch.* 1868. Bd. I. p. 107. — BREUER, *Wiener Stzber.* Math.-natw. Cl. II. Abth. 1868. Bd. LVIII. p. 909. — P. BERT, *Leçons sur la physiol. comparée de la réspiration.* Paris 1870. — KNOLL, *Wiener Stzber.* Math.-natw. Cl. III. Abth. 1873. Bd. LXVIII. p. 245. — O. LANGENDORFF, *Mitth. d. Königsberger physiol. Laboratorium.* Königsberg 1878. p. 1. — FREDERICQ, *Bulletin de l'Académie royale de Belgique.* Avril 1879; *Arch. f. Physiol.* 1883. Supplbd. p. 51 (61). — HENRIJEAN *Arch. d. biologie.* 1882. T. III. p. 229.

Ob das eine oder das andre der Fall ist, läfst sich freilich zur Zeit nicht entscheiden. In einer zweiten Versuchsreihe, für deren ausführliche Besprechung uns der Raum fehlt, unterwarf ROSENTHAL endlich das Verhalten der übrigen Respirationsmuskeln einem sorgfältigen Studium. Was er ermittelte, kommt im wesentlichen darauf hinaus, dafs auch alle übrigen Inspirationsmuskeln vom zentralen Vagusstumpfe aus reflektorisch zu vermehrter Thätigkeit, d. i. zu schneller aufeinander folgenden Kontraktionen oder zum Tetanus, angeregt werden können, leichter, wenn sie bereits vorher in Thätigkeit waren, die einen leichter als die andern, und zwar in derselben Reihenfolge, in welcher sie bei steigender Dyspnoe allmählich in Mitleidenschaft gezogen werden. Sind alle Atembewegungen infolge einer übermäfsigen Lüftung des Bluts verschwunden, so können sie niemals durch Vagusreizung wieder in Gang gesetzt werden. Niemals wird ein Exspirationsmuskel vom Vagusstamme aus reflektorisch erregt, wohl aber, wenn er vor der Vagusreizung thätig war, durch dieselbe beruhigt. Von diesen drei Sätzen bedarf nur der letzte einer Einschränkung, insofern durch NOTHNAGEL[1] festgestellt worden ist, dafs Reizung der Lungenschleimhaut, also der peripheren Vagusausbreitung, bei Hunden und Katzen Husten, d. i. Exspirationsbewegung, erzeugt, solange die Vagusstämme unversehrt geblieben sind.

Um die Bedeutung der Vagi für den Respirationsakt recht zu würdigen, mufs man stets der beträchtlichen Umänderung desselben eingedenk bleiben, welche die Durchschneidung ihrer beiden Halsstämme nach sich zieht, und sich gegenwärtig halten, dafs die Ausschaltung keines andren noch so grofsen peripheren Nervengebiets auch nur von ähnlichen Folgen begleitet wird. Wer sich über das Gewicht dieser Erfahrungen einmal klar geworden ist, wird niemals daran zweifeln können, dafs den Vagi eine spezifische Beziehung zum Atmungszentrum zukommt, durch welche sie vorzugsweise befähigt werden, dasselbe bald zu geregelter Thätigkeit anzuspornen, bald an der Entwickelung einer solchen zu verhindern. Unzulässig wäre nur den zentripetalleitenden Nervenfasern ihrer Nervenstämme und Äste darum auch gleich eine Sonderstellung gegenüber allen übrigen mit bestimmten Funktionen betrauten Nervenfasern zuzuerkennen und in ihnen eine eigenartige Kategorie respiratorischer Reflexfasern von teils hemmender teils erregender Wirkung zu erblicken. Denn ganz unzweifelhaft können Reizungen gewöhnlicher sensibler Nerven (einschliefslich der echten Sinnesnerven des Opticus, Acusticus und Olfactorius) den Rhythmus und die Form der Atembewegungen in ganz analoger Weise wie die inspirationbeschleunigenden und

---

[1] NOTHNAGEL, *Arch. f. pathol. Anat.* 1868. Bd. XLIV. p. 95. — Vgl. ferner die bestätigenden Angaben von I. ROSENTHAL, *Bemerk. üb. d. Thätigkeit d. automat. Nervencentren* etc. Erlangen 1875. p. 59.

die inspirationhemmenden Vagusfasern beeinflussen, und Schiff ist vollkommen im Recht, wenn er aus diesem Grunde selbst den Nervenfasern des *laryngeus superior* keine andre Bedeutung als die von einfachen Empfindungsnerven der Kehlkopfschleimhaut eingeräumt wissen will. Im allgemeinen darf jetzt für sicher gehalten werden, daſs wenigstens bei Kaninchen durch Reizungen des Opticus sowohl als auch des Acusticus eine Frequenzzunahme der Inspiration erzielt wird[1], dagegen vom Olfactorius[2] und von fast allen Hautnerven aus durch schwache Reizungen die Atmung beschleunigt, durch stärkere verlangsamt, mitunter sogar zu exspiratorischem Stillstand gebracht werden kann.[3] Mit absoluter Sicherheit ist letzterer nach einer schönen Beobachtung von Hering und Kratschmer[4] zu erzielen, wenn man statt eines Empfindungsnerven der Cutis einen solchen der Schleimhäute und zwar den Nasenast des Trigeminus auf passende Art in Erregung versetzt. Bläst man Kaninchen Tabaksrauch in die Nase, oder nötigt man sie, sei es Ammoniak- sei es Chloroformdämpfe einzuatmen, so tritt unter allen Umständen infolge der hierbei stattfindenden Anätzung der Schleimhaut eine lange andauernde Erschlaffung des Zwerchfells ein, gerade so als wenn man den *n. laryngeus superior* des Vagus elektrisch tetanisiert hätte; und auch darin besteht zwischen den zentripetalleitenden Fasern beider Nervenzweige eine funktionelle Analogie, daſs gewisse Erregungszustände beider zu reflektorischer Auslösung sehr charakteristischer Exspirationsbewegungen Veranlassung geben können, die des zur Nasenschleimhaut verlaufenden Trigeminusastes zum Niesen, die des zur Kehlkopfschleimhaut ziehenden Vagusastes zum Husten. Endlich sehen wir noch ausschlieſslich exspiratorischen Stillstand bedingen die Reizung der zentripetalleitenden Fasern des *n. splanchnicus*, wie Graham[5] unter Pfluegers Leitung entdeckte. Angesichts solcher Erfahrungen wird unbedingt einzuräumen sein, daſs die Reflexwirkungen der Vagusfasern auf das Atmungszentrum sich nur graduell von denjenigen gewöhnlicher sensibler Nerven unterscheiden und ihre unverkennbar gröſsere Intensität wahrscheinlich nur dem rein äuſserlichen Umstande einer engeren anatomischen Verbindung mit demselben verdanken. Auch kennen wir ja durch die Untersuchungen von Martin und Booker, sowie von Christiani, verschiedene oberhalb der *medulla oblongata* in bestimmten Teilen des Vorder- und Mittelhirns gelegene Zentralstellen, deren direkte Reizung sei es die Inspirations- sei es die

[1] A. Christiani, *Monatsber. d. Kgl. Akad. d. Wiss. zu Berlin.* 1881. p. 213.

[2] Gourewitsch, *Üb. d. Beziehungen d. nerv. olfact. zu den Athembewegungen.* Dissert. Bern 1882.

[3] Vgl. M. Schiff, *Cpt. rend.* 1861. T. LIII. p. 285 u. 330; Moleschotts *Unters. z. Naturl.* etc. 1862. Bd. VIII. p. 312. — P. Bert, *Leçons sur la physiol. comparée de la respiration.* Paris 1870. p. 491. — O. Langendorff, *Mittheil. d. Königsberger physiol. Laborat.* Herausgeg. durch v. Wittich. p. 28 u. fg.

[4] Kratschmer, *Wiener Stzber.* Math.-natw. Cl. II. Abth. 1870. Bd. LXII. p. 147. — Vgl. ferner François-Franck, *Travaux du laboratoire d. M. Marey.* Paris 1876. T. II. p. 221, u. Falck, *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1869. p. 236.

[5] Graham, Pfluegers *Arch.* 1881. Bd. XXV. p. 379.

Exspirationsbewegungen verstärkt. So liegt ein sogenanntes inspiratorisches Zentrum, von welchem aus durch mechanische, thermische oder elektrische Reizung mit gröſster Präzision, je nach der Stärke des Reizes und dem Grade der Erregbarkeit, Stillstand des Zwerchfells in Inspiration oder inspiratorisch vertiefte und beschleunigte Atmung ausgelöst werden kann, jederseits im Innern der Sehhügel nahe dem Boden des dritten Ventrikels in der Seitenwand desselben und in der Nachbarschaft der Vierhügel, ein exspiratorisches Zentrum, auf dessen Reizung explosive Hustenstöſse erfolgen, in der Substanz der vorderen Vierhügel dicht unter und neben dem *Aquaeductus Sylvii*[1], endlich ein zweites inspiratorisch wirksames Zentrum[2] in der Mitte zwischen den vorderen und hinteren Abschnitten der Vierhügel. Das in der *medulla oblongata* anzunehmende Hauptatmungszentrum steht demnach unter dem Einflusse mehrerer andrer mit ihm funktionell verknüpfter cerebraler Nebenzentren, und es besteht mithin mehr als die bloſse Möglichkeit, daſs von den verschiedenen zentripetalleitenden Nerven die einen mittelbarer als die andern, d. h. auf dem Umwege der Nebenzentren, die Erregung des Hauptatmungszentrums bewirken. Wollte man gegen diese Anschauungsweise den tonischen Einfluſs geltend machen, welchen, nach den Folgeerscheinungen der doppelseitigen Vagusdurchschneidung zu urteilen, die Lungenfasern der herumschweifenden Nerven im Gegensatz zu allen übrigen sensibeln Nerven und auch zum *laryngeus superior* auf das Atmungszentrum ausüben, so wäre zu erwidern, daſs auch dieser Unterschied rein äuſserlicher Natur ist, da die betreffenden Lungennerven einem periodisch wiederkehrenden, auf dem in regelmäſsigen Intervallen sich wiederholenden Spannungswechsel des Lungengewebes beruhenden mechanischen Reize ausgesetzt sind, welcher den übrigen sensibeln Nerven abgeht. Welch wesentliche Bedeutung aber der letztgenannte Umstand für die Innervation des Atmungszentrums besitzt, ergibt sich mit groſser Evidenz aus einer Reihe von Versuchen, welche HERING und BREUER[3] angestellt haben und aus welchen hervorgeht, daſs bei Hunden im Augenblicke des Inspirationsmaximums eine Erregung der inspirationhemmenden Lungenfasern stattfindet, welche den Eintritt der Exspiration befördert, während des exspiratorischen Zusammensinkens der Lungen dagegen eine Erregung der inspirationauslösenden Fasern erfolgt, welche auf dem Höhepunkte der Exspiration die Entstehung der nachfolgenden Inspirationsbewegung begünstigt. Hiernach wäre also durch eine entschieden rhythmische Reizung der pulmonalen Vagusenden eine Art Selbststeuerung der Respiration bewirkt, deren ursächliches Moment mit Hinblick auf die oben angeführte teleologische Auffassung

---

[1] A. CHRISTIANI, *Monatsber. d. Kgl. Akad. d. Wiss. zu Berlin.* 1881. p. 213.
[2] MARTIN u. BOOKER, JOHN HOPKINS *University Studies from the biological laboratory.* Baltimore 1879.
[3] BREUER, *Wiener Stzber.* Math.-natw. Cl. II. Abth. 1868. Bd. LVIII. p. 909.

der Atmungsbedingungen um so bemerkenswerter erscheint, als dasselbe von den durch die Atmung zu erfüllenden Bedürfnissen gänzlich unabhängig, weil rein mechanischer Natur, ist. Der neue Gesichtspunkt, in welchen durch diese Erfahrungen die Bedeutung der verschiedensten sensibeln Nerven und der Lungenbewegung gerückt ist, gewährt aber auch zugleich einen weiteren Ausblick auf die Mannigfaltigkeit der Einflüsse, welche den Charakter der Atmung, ob apnoisch, eupnoisch oder dyspnoisch, bestimmen. Derselbe wird nach dem vorstehenden sein Gepräge nicht nur empfangen von den quantitativen Veränderungen der Blutgase, sondern auch von den qualitativen Veränderungen, welche die Nervenendigungen fast sämtlicher zentripetalleitenden Nerven, vornehmlich freilich der Lungenvagi, sowie der Dehnungszustand des Lungengewebes erleiden. Von dem Auftreten eupnoetischer und dyspnoetischer Atmungsrhythmik nach Reizung der verschiedenartigsten sensibeln und sensorischen Nervenstämme haben wir bereits mehrfach Kenntnis erhalten, hinzuzufügen bleibt nur, daſs auch der apnoetische Atmungsstillstand, wie wir ihn durch schnell aufeinander folgende Lufteinblasungen in die Lungen von Tieren ohne Schwierigkeit hervorrufen können, zum groſsen Teil durch periphere Erregung der inspirationhemmenden Vagusfasern zustande kommt. Denn auf die beschriebene Art Apnoe zu erzeugen gelingt nur dann leicht, wenn beide Vagi, oder mindestens einer derselben, unversehrt, auſserordentlich schwer[1], wenn beide durchschnitten sind, und eine bei unverletzten Vagi bereits hergestellte Apnoe schwindet oft, wenn man die Leitung selbst nur eines Vagus irgendwo im Verlaufe des letzteren durch einen ohne jede Reizung verlaufenden Eingriff, z. B. durch schnelles Abkühlen, unterbricht.[2] An der Lähmung des Atmungszentrums während der Apnoe ist also der Vagus zweifellos beteiligt, und zwar in der Art, daſs die Reizungen, welche die rasch aufeinander folgenden Lungendehnungen auf die Enden seiner inspirationhemmenden Fasern ausüben, sich summieren und die jedenfalls schwächeren antagonistischen der beim Lungenkollaps erregten inspirationauslösenden Fasern überwältigen. Der Apnoe durch CO_2-Verarmung des Blutes, der *Apnoea vera* nach Miescher-Rüsch[3], haben wir mithin als zweite Form die reflektorische Apnoe durch Vagusreizung, die *Apnoea vagi* von Miescher-Rüsch, zuzugesellen.

Rosenthal[4] glaubt zwischen den von Hering und Breuer in den Lungenästen der Vagi und den von Burkart im *n. recurrens* nachgewiesenen Inspirationshemmungsfasern einen wesentlichen Unterschied annehmen zu müssen.

---

[1] Brown-Séquard, *Cpt. rend. de la Société de Biologie.* 1871. p. 135. — Rosenbach, *Studien ü. d. N. vagus.* Berlin 1877. p. 109. — Filehne, *Arch. f. Physiol.* 1873. p. 366. — Knoll, *Wiener Sitzber.* 1873. Math.-natw. Cl. III. Abth. Bd. LXVIII. p. 245 (263).

[2] Gad, *Über Apnoe.* Würzburg, 1880; *Arch. f. Physiol.* 1880. p. 28. — Knoll, *Wiener Sitzber.* 1882. Math.-natw. Cl. III. Abth. Bd. LXXXVI. p. 48.

[3] Miescher-Rüsch, *Arch. f. Physiol.* 1885. p. 355.

[4] I. Rosenthal, *Bemerk. üb. die Thätigkeit d. automat. Centr.* Erlangen 1875. p. 54.

Während er geneigt ist, die ersteren den Hemmungsfasern des *laryngeus superior* gleichwertig an die Seite zu stellen, hält er es hinsichtlich der letzteren für möglich, dafs sie nichts als einfache Empfindungsnerven wären, welche nur durch Erregung von Schmerz auf psychischem Wege oder durch reflektorische Anregung von Exspirationsbewegungen verändernd auf die Atmung einwirkten. Zu gunsten dieser Vermutung führt er einen Versuch an, in welchem bei einem Kaninchen nach Entfernung des Grofshirns, der Entwickelungsstätte aller bewufsten Willens- und Empfindungsvorgänge, die Hemmungswirkung des Recurrens versagte, während diejenige des *laryngeus superior* erhalten geblieben war. Abgesehen davon, dafs ein einziger Versuch an und für sich nichts entscheidet, läfst die Beweiskraft gerade dieses Versuchs viel zu wünschen übrig, da die verglichenen Wirkungen schon bei übrigens unversehrten Tieren sehr ungleiche Intensität besitzen. Es könnte daher der in jedem Falle schwächere Einflufs der Recurrenswirkung auch durch den mit der Grofshirnexstirpation verknüpften Blutverlust und die in weiterer Folge davon eintretende Erregbarkeitsabnahme des Atmungszentrums, nicht aber gerade aus dem von Rosenthal angenommenen Grunde zum Schwinden gebracht worden sein. Endlich drittens wäre noch gegen die Beweisführung Rosenthals geltend zu machen, dafs Reizungen andrer sensibler Nerven, wie z. B. des Trigeminusasts der Nasenschleimhaut nach Kratschmers Methode, ihren gewohnten Einflufs auf die Atembewegungen bewahren, selbst wenn die Versuchstiere tief narkotisiert oder durch operative Eingriffe ihres Grofshirns beraubt worden sind. Wir müssen deshalb die Ansicht derjenigen, welche die zentripetalleitenden Lungen- und Kehlkopffasern des Vagus für einfach sensible Nerven erklären, nach wie vor als begründet anerkennen.

Eine zweite beiläufige Bemerkung, welche wir hier anknüpfen möchten, betrifft die Beziehungen, welche eventuell zwischen den erregten Lungenfasern der Vagi und dem Zentrum der Herzhemmungsfasern in der *medulla oblongata* bestehen dürften. Man weifs, dafs Reizung jedes zentralen Vagusstumpfs den Herzschlag verlangsamt, so lange der Vagus der Gegenseite nicht durchschnitten worden ist. Beide Vagi führen folglich zentripetalleitende Nervenröhren, welche gerade so wie gewöhnliche sensible Nervenfasern eine reflektorische Erregung der herzhemmenden Nervenzentren hervorzubringen imstande sind. Nicht unmöglich wäre es daher, dafs auch schon die normalen Erregungen der pulmonalen Vagusenden einen Effekt in der angedeuteten Richtung auslösten oder wenigstens dann erzielten, wenn die normalen rein mechanischen Erregungsursachen der Lungenbewegung abnorm gesteigert würden, zumal bereits Donders[1] darauf aufmerksam gemacht hat, dafs sich im Verlaufe jeder normalen Exspiration eine geringe Verlangsamung der Herzschläge einstellt, welche ihren Höhepunkt im Beginn der Inspiration erreicht, und ferner eine sehr bemerkenswerte Beobachtung L. Traubes[2] vorliegt, nach welcher sehr rasch aufeinander folgende Lufteinblasungen in die Lungen von Hunden mitunter diastolischen Herzstillstand bewirken. Da Veränderungen im Gasgehalt des Bluts überhaupt, am wenigsten aber die durch eine übermäfsige Lüftung desselben bewirkten (s. o. p. 199), keine Abschwächung oder gar Lähmung der rhythmischen Herzthätigkeit zur Folge haben, so bliebe, die Richtigkeit der Traubeschen Beobachtung vorausgesetzt, zur Erklärung derselben nur die Annahme übrig, dafs die schnell wiederkehrenden Dehnungen des Lungengewebes in den Enden der zentripetalleitenden Lungennerven einen Erregungszustand hervorgebracht hätten, welcher mächtig genug war, um reflektorisch von den Ursprüngen der herzhemmenden Fasern aus den fraglichen Herzstillstand zu bedingen.

Schliefslich haben wir uns noch über die Natur des Einflusses zu äufsern, welchen die zentripetalleitenden Fasern der Vagi

---

[1] Donders, s. Terné van der Heul, *De invloed der Respiratie-Phasen op den Duur der Harts-Perioden.* Dissert. Utrecht 1867.

[2] L. Traube, *Gesammelte Beitr. zur Pathol. u. Physiol.* Berlin 1871. Bd. I. p. 318.

beziehungsweise vieler sensibeln Nerven in so offenkundiger Weise auf das Atmungszentrum ausüben.

Die Ansicht, daſs der Vagus die rhythmische Thätigkeit des Atmungszentrums unmittelbar auslöse, wird durch die Fortdauer der Atmung nach Durchschneidung beider Vagi widerlegt. Dagegen beweist die tiefgreifende Veränderung, welche Rhythmus und Form der Atembewegungen infolge dieser Operation (s. o. p. 206) erleiden, daſs die anderweitig in jenem Zentrum erzeugten periodischen Innervationsimpulse von seiten der Vagi eine gesetzmäſsige Regelung erfahren, während die zwiefache Art von inspirationhemmenden und inspirationerregenden Nervenfasern, welche wir die Vagi den Lungen zuführen gesehen haben, dafür bürgt, daſs die sicher vorhandene Beeinflussung des Atmungszentrums durch die genannten Nerven sich in doppelter Richtung bald hemmend bald fördernd Geltung verschaffen wird. Der Vagus erscheint hierdurch lediglich als ein Regulationsnerv der Atmung, welcher die verfügbare Summe der nervösen Bewegungsimpulse wohl selbständig in der Zeit zu verteilen, nicht aber zu mehren oder zu mindern vermag; entzogen seinem Einfluſs ist die von dem Atmungszentrum geleistete Arbeit, d. i. die Atemgröſse, deren Maſs durch das Volumen der eingeatmeten Luftmengen ausgedrückt wird, und diese unterliegt deshalb, wie ROSENTHAL zuerst angegeben hat, nach Durchschneidung beider Vagi wenigstens bei Säugetieren keiner Verkleinerung.

Bei Vögeln fand ROSENTHAL dagegen eine Verminderung der Atmungsgröſse auf $^1/_3$ nach doppelter Vagusdurchschneidung, indem die Frequenz auf $^1/_8$ sank, die Tiefe auf das $2^1/_2$fache stieg. Dementsprechend nimmt er denn auch für diese Tierklasse an, daſs ein beträchtlicher Teil der von ihrem Atmungszentrum geleisteten Arbeit durch die Vagi infolge einer stetigen die peripherischen Enden treffenden Reizung ausgelöst wird.

Was für eine Vorstellung läſst sich nun aber von dem Wesen des regulierenden Einflusses geben, welchen der Vagus unstreitig auf die molekularen Bewegungsvorgänge im Atmungszentrum ausübt? Diese Frage zu beantworten fehlt jeder Anhaltepunkt und wird erst dann möglich sein, wenn die Thätigkeit jenes Zentrums selbst und das Wesen der Nervenerregung überhaupt ihres rätselvollen Gewandes entkleidet sein werden. Bis dahin wird dem Verlangen nach grösserer Versinnlichung der erklärungsbedürftigen Erscheinungen die bildliche Umschreibung derselben genügen müssen, wozu dem Vorgange ROSENTHALS gemäſs auf das von PFLUEGER aufgestellte und schon früher (Bd. I. p. 676) von uns besprochene Schema der Nervenerregung zurückgegriffen werden kann. Wir haben oben (p. 204) bereits angeführt, daſs sich die Ursache des Atmungsrhythmus auf irgend einen irgend wie zwischen Atmungszentrum und Inspirationsmuskeln eingeschalteten Widerstand zurückführen läſst; um die respiratorische Funktion des Vagus sich bildlich zu entwickeln, bedarf man nur der Annahme, daſs die inspirationbeschleunigenden Fasern

desselben diesen hypothetischen Widerstand verkleinern, die inspirationhemmenden, einschließlich des *laryngeus superior*, ihn vergrößern. Wird er verringert, so reicht eine weniger hochgradige Anstauung der in dem Atmungszentrum durch den Reiz der Blutgase hervorgerufenen Innervationsimpulse hin, um ihn zu überwinden. Die Atmung wird folglich ein beschleunigtes Tempo erhalten, aber auch in demselben Verhältnis an Tiefe verlieren, weil die Summe der wirksamen Anstöße für jeden Atemzug in entsprechendem Maße abgenommen hat. Werden die inspirationbeschleunigenden Vagusfasern stark erregt, so können sie den Widerstand so weit verkleinern, daß ein stetiger Abfluß der Reizung vom Atmungszentrum nach den Muskeln möglich wird, diese also in tetanische Kontraktion verfallen, deren Größe und Dauer lediglich von der Menge des vom Blut gelieferten Reizes abhängt. ROSENTHAL denkt sich den Widerstand verschieden groß für die verschiedenen Inspirationsmuskeln, am kleinsten für die Nerven des Zwerchfells, immer größer werdend für die übrigen in der Reihenfolge, in welcher sie allmählich bei wachsender Dyspnoe in Thätigkeit geraten, und erklärt daraus das beschriebene Verhalten derselben bei Zunahme des Blutreizes einerseits, und Durchschneidung oder Reizung der Vagi, also Vergrösserung oder Verminderung des hypothetischen Widerstandes, andererseits. Ferner nimmt ROSENTHAL zwei getrennte Widerstände an, mit denen das einfache Atmungszentrum in Verbindung steht, den einen zwischen letzterem und den Inspirationsmuskeln, von dem bisher die Rede war, und einen zweiten zwischen jenem Zentrum und den Exspirationsmuskeln; nur auf den ersteren wirkt der erregte Vagus. Beim Menschen und allen Säugetieren, bei denen im Normalzustand nur eine passive Exspiration erfolgt, stellt sich ROSENTHAL den Exspirationswiderstand beträchtlich größer als den Inspirationswiderstand vor, so daß im Atmungszentrum die Reizung nie sich hoch genug anstauen kann, um ersteren zu überwinden, da ihr stets viel früher durch den leichter überwindbaren Inspirationswiderstand ein Abfluß verschafft wird. Aktive Exspiration kommt bei diesen Tieren nur zustande, wenn die Größe des Reizes durch weitere Verarmung des Blutes an Sauerstoff vergrößert wird, also bei Dyspnoe, oder der inspiratorische Widerstand wächst, also nach Durchschneidung beider Vagi. Wird letzterer verkleinert durch Reizung der inspirationbeschleunigenden Vagusfasern, so wird der Abfluß der Erregungsimpulse vom Atmungszentrum nach den Exspiratoren erst recht unmöglich gemacht, die aktive Exspiration demnach, auch wenn sie vorher vorhanden war, unterdrückt.

Umgekehrt gestaltet sich natürlich das Bild der im Atmungszentrum hypothetisch vorausgesetzten Umstimmungsvorgänge für die inspirationhemmenden Nervenfasern der Vagi, insbesondere also für den *laryngeus superior*. Die Atemruhe mit erschlafftem Zwerchfell, durch welcher Nerven Erregung sie auch erzielt worden sei, ist eine

echte Hemmungserscheinung von gleichem Range wie die nach Vagusreizung eintretende Herzerschlaffung. Während wir aber diese aus dem Bestehen einer Hemmungsbeziehung von zentrifugalleitenden Nervenfasern zu peripher im Herzen selbst gelegenen Ganglienapparaten erklären, erblicken wir in jener die Folge einer ganz entsprechenden Beziehung von zentripetalleitenden Nervenfasern zu den zentral in der *medulla oblongata* befindlichen Ganglienzellen des Atmungszentrums. Über die Natur dieser Beziehung läſst sich freilich in beiden Fällen nichts Bestimmtes aussagen. Zurückzuweisen ist jedoch mit Rosenthal für den *laryngeus superior* und, wie wir hinzufügen, ebenso für alle sonstigen inspirationhemmenden Nervenfasern die Vorstellung, daſs sie darum als Antagonisten der inspirationbeschleunigenden Fasern überhaupt und derjenigen des Vagus im besonderen erscheinen, weil sie sich einem etwa vorhandenen Exspirationszentrum gegenüber so verhalten, wie letztere dem Inspirationszentrum gegenüber, oder daſs der Laryngeus und die ihm funktionell entsprechenden Nerven im erregten Zustande einen hypothetischen Exspirationswiderstand verminderten, wie die inspirationbeschleunigenden Nerven den Inspirationswiderstand. Hiergegen legt schon die Thatsache Verwahrung ein, daſs häufig bei Reizung des Laryngeus, der zugleich als Repräsentant der ganzen hier besprochenen Nervengattung anzusehen ist, kein einziger Exspirationsmuskel in Kontraktion gerät. Es bleibt demnach nur der Ausweg übrig, den erregten *laryngeus superior* ebenfalls auf den Inspirationswiderstand, aber in entgegengesetztem Sinne wie die inspirationbeschleunigenden Fasern einwirken, d. h. denselben vergröſsern zu lassen, während diese ihn vermindern. Eine schwache Steigerung dieses Widerstandes durch schwache Laryngeusreizung muſs dann natürlich Verminderung der Frequenz, aber Verstärkung der Tiefe der einzelnen Atemzüge bewirken; starke Erregung des Laryngeus muſs den Abfluſs der Reizung von dem Atmungszentrum zu den Inspiratoren so lange hemmen, bis die höher und höher sich anstauende Reizung den gesteigerten Widerstand zu durchbrechen stark genug ist; aktive Exspirationsbewegungen werden eintreten, wenn die in ihrem Abfluſs zu den Inspiratoren gehemmte Reizung so weit angewachsen ist, daſs sie den stärkeren Exspirationswiderstand überwindet. Vielleicht treten letztere, wie Rosenthal ausdrücklich hinzufügt, auch als einfache Reflexbewegungen hinzu. Soweit die Rosenthalsche Hypothese. Erinnern wir uns jetzt aber der Hering-Breuerschen Lehre von der Selbststeuerung der Atmung (s. o. p. 212), so findet sich, daſs die Widerstandssteigerung, welche die inspirationhemmenden Nerven nach Rosenthal im Atmungszentrum hervorrufen, unter bestimmten Bedingungen auch geeignet ist, die Atmungsbewegungen zu verflachen und zu beschleunigen. Hierzu bedarf es lediglich des Kunstgriffs, die Erregung dieser Nervenart periodisch nur in einem gewissen Zeitmoment der

respiratorischen Thätigkeit vorzunehmen, und so ist die Natur in Wirklichkeit verfahren, als sie die inspiratorische Lungendehnung zu einem Reizmittel für die Enden der inspirationhemmenden Lungennerven gestaltete. Indem die Inspirationsbewegung bei unversehrten Vagi ihre eigne Hemmung vollzieht, sobald sie den normalen Umfang erreicht hat, beschränkt sie einerseits die Menge der vom Atmungszentrum ausgegebenen Innervationsimpulse, und schafft anderseits die Möglichkeit, daſs die fortdauernd im Atmungszentrum entstehenden Spannungen mit den rückständig gebliebenen schneller als ohne die letzteren den zur Auslösung einer neuen Inspirationsbewegung erforderlichen Betrag erlangen. Sind die nervösen Leitungen zwischen Lunge und Atmungszentrum infolge beiderseitiger Vagusdurchtrennung unterbrochen, so gehen diesem keine hemmenden Impulse durch die Dehnung jener zu, die Inspiration schneidet nicht mehr wie sonst auf der normalen Höhe ab, sondern verlängert sich übermäſsig, es findet also auch ein übermäſsiger Verbrauch von Spannkräften statt, und es bedarf längerer Zeit, den Mangel derselben zu decken, die Atmung wird dyspnoisch und zwar unter Vertiefung der einzelnen Inspirationen verlangsamt.

Die Eupnoe des normalen Zustandes vermitteln die Vagi folglich im Sinne der hier ausgeführten Hypothese auf doppelte Weise, erstens durch eine dauernde Herabsetzung des hypothetischen Molekularwiderstandes im Atmungszentrum kraft der tonischen Erregung ihrer inspirationbeschleunigenden Lungenfasern und zweitens durch eine auf der Höhe jeder Inspiration eintretende Widerstandsvermehrung kraft der inspirationhemmenden Lungenfasern.

Der Einfluſs des Vagus auf den Chemismus der Respiration ist in der umfassendsten Weise von VALENTIN studiert worden. VALENTIN[1] bestimmte die quantitativen Verhältnisse des Gaswechsels vergleichungsweise bei unverletzten Tieren und bei Tieren, denen ein Vagus oder beide oder nur die *nervi recurrentes* mit oder ohne Anlegung einer Trachealfistel durchschnitten waren, auſserdem auch noch bei Tieren, denen bloſs die zur Vagusdurchschneidung nötige Halswunde angelegt war, um einen möglichen Einfluſs derselben auf den Gaswechsel von demjenigen, welcher auf Rechnung der Vaguslähmung kommt, sondern zu können. Die wesentlichen Ergebnisse sind folgende. Da sich nach der Durchschneidung der Vagi die Zahl und Tiefe der Atemzüge in so erheblicher Weise ändert, so war von vornherein eine Änderung im Gaswechsel wenigstens in soweit zu erwarten, als sie die direkte Folge der geringeren Frequenz und gröſseren Tiefe der Atemzüge an sich ist. VALENTIN fand, daſs ein Tier nach Durchschneidung beider Nerven in einem Atemzuge etwa 4 mal so viel Sauerstoff aufnimmt und 3 mal so viel

---

[1] G. VALENTIN, *Der Einfluſs der Vaguslähmung*. Frankfurt a/M. 1857.

Kohlensäure, 12 mal so viel Stickstoff und 8 mal so viel Wasser ausscheidet, als ein gesundes Tier. War zugleich eine Luftröhrenfistel angelegt, so fiel die Vermehrung der Wasserausscheidung etwas geringer, die Vermehrung der Sauerstoffaufnahme aber noch beträchtlicher aus, als ohne Fistel. Die Berechnung der absoluten Mengen der von 1 kg Tier in gegebener Zeit eingenommenen und ausgegebenen Gase stellte eine erhebliche Abnahme der Kohlensäureausscheidung und eine etwa gleichgroſse Zunahme der Sauerstoffaufnahme heraus. Die Änderung der Kohlensäureabgabe wuchs mit der Zeit, welche nach der Operation verflossen war, so daſs sie vor dem Tode des Tieres ihr Minimum erreichte; auch die Sauerstoffaufnahme sinkt in den späteren Tagen, bleibt aber immer noch höher als bei gesunden Tieren im Maximum. Die Kohlensäureabnahme fiel geringer aus, wenn eine Trachealfistel vorhanden war. Wurden nur die *nervi recurrentes* durchschnitten, so traten weniger auffallende Veränderungen im Gaswechsel ein: die Sauerstoffaufnahme wuchs ebenfalls, aber nicht so hoch wie nach doppelter Vagusdurchschneidung, die absoluten Kohlensäuremengen dagegen blieben nahezu dieselben, wie im gesunden Zustand. Die näheren Details und Zahlen müssen wir im Original nachzulesen überlassen. Es fragt sich: wie sind die genannten Veränderungen zu erklären? VALENTIN erklärt sie ausschlieſslich aus der geänderten Atmungsmechanik, welcher sie auch sicher zum gröſsten Teile zur Last fallen; ob aber nicht auſserdem Änderungen im Stoffwechsel durch die Vaguslähmung bedingt sind, welche wiederum Änderungen des Chemismus der Respiration im Blute mit sich bringen, muſs dahingestellt bleiben.

Es ist Thatsache, daſs die Sektion beider Vagi niemals lange überlebt wird, der Tod tritt zuweilen (bei jungen Tieren) schon während der Operation infolge krampfhafter Verschlieſsung der Glottis durch Erstickung, meist jedoch erst später, bei Kaninchen innerhalb 24 Stunden, bei Hunden nach mehreren Tagen (innerhalb 164 Stunden nach ARNSPERGER) ein. Über die unmittelbare Ursache des Todes nach dieser Operation ist viel gestritten worden, man hat sie auf Störung jeder der nachgewiesenen Funktionen des herumschweifenden Nerven zurückzuführen gesucht, teils auf die Beschleunigung der Herzthätigkeit, teils auf die Störung der mechanischen Atmungsprozesse oder auf gestörte Ernährung der Lungen und dadurch bedingten mangelhaften Gaswechsel, teils endlich auf gestörte Verdauung und dadurch beeinträchtigten Stoffwechsel im allgemeinen oder auf die gehemmte Zuckerbildung insbesondere (BERNARD), von welcher noch weiter die Rede sein wird. Es ist noch immer nicht entschieden, welches dieser Momente den Tod herbeiführe; sehr viele Physiologen haben als nächste Todesursache die regelmäſsig eintretende krankhafte Alteration der Lungen angesehen. Was zunächst die pathologische Natur dieser Veränderung betrifft, so

sind darüber mehrfach Untersuchungen angestellt worden.[1] Es scheint, daſs man verschiedene Veränderungen des Lungenparenchyms auseinanderzuhalten hat. Regelmäſsig tritt Hyperämie ein, welche häufig, aber nicht immer, in wirkliche Entzündung der Lungen übergeht, zuweilen nur ödematöse Infiltration zur Folge hat. Fast immer, wenn die Operation mehrere Tage überlebt wird, bildet sich Emphysem in verschiedener Form und verschiedenem Umfange aus, zuweilen auch partielle Atelektasie. Physiologisch wichtiger ist die zweite Frage, welch ein ursächlicher Zusammenhang zwischen der Lungenerkrankung und der doppelseitigen Vagusdurchschneidung besteht. Entzünden sich die Lungen deshalb, weil die Durchtrennung der beiden herumschweifenden Nerven sich auf vasomotorische, möglicherweise im Halsstamme der letzteren enthaltene Nervenfasern miterstreckt, oder weil durch dieselbe eine Kontinuitätsunterbrechung zentripetalleitender Fasern stattfindet, welche reflektorisch gewisse die Integrität des Lungengewebes bedingende Vorgänge auslösen, oder infolge der abnormen Mechanik des Atmens, oder infolge der veränderten Herzthätigkeit, oder endlich infolge der gestörten Verdauung und Ernährung, welche letztere allerdings auch umgekehrt durch die gestörte Lungenfunktion bedingt sein könnte? Die Antworten sind nicht ganz übereinstimmend ausgefallen. SCHIFFS[2] Annahme, daſs die pathologische Affektion der Lungen aus einer Lähmung vasomotorischer und zwar vasokonstriktorischer Nervenfasern zu erklären sei, hat sich am wenigsten Eingang zu verschaffen vermocht, denn es fehlte[3] von jeher ein wirklicher Beweis für die Anwesenheit solcher Fasern in den Halsstämmen der Vagi. Eine groſse Anzahl von Anhängern hat sich dagegen ihrer besseren Begründung halber eine von L. TRAUBE[4] zuerst aufgestellte Ansicht erworben, nach welcher der entzündliche Zustand der Lungen rein mechanisch dadurch herbeigeführt wird, daſs Speichel, Schleim und Speiseteile durch die infolge der Vagusdurchschneidung nicht mehr schlieſsende Stimmritze in die Trachea und die Bronchien hinabflieſsen. Wenn SCHIFF und CL. BERNARD[5] gegen diese Ansicht geltend gemacht haben, daſs die pneumonischen Veränderungen dem Lungengewebe keineswegs erspart werden, selbst wenn man das Eindringen fremder Körper in die Trachea verhindert, so wird dem durch die sehr sorgfältigen Versuche von FREY und STEINER[6] auf das bestimmteste widersprochen, ferner auch durch

---

[1] FOWELIN, *De causa mort. post. vag. dissect.* Dissert. Dorpati 1851. — BILLROTH, *De nat. et caus. pulmon. affect.* etc. Dissert. Berol. 1852. — ARNSPERGER, *Arch. f. pathol. Anat.* 1856. Bd. IX. p. 197. — BODDAERT, *Journ. de la physiol.* 1862. T. V. p. 442 u. 527. — C. FRIEDLAENDER, *Arch. f. pathol. Anat.* 1876. Bd. LXVIII. p. 325, u. *Unters. üb. Lungenentz. nebst Bemerk. üb. d. normale Lungenepithel.* Berlin 1872.

[2] M. SCHIFF, *Arch. f. physiol. Heilk.* 1847. p. 796, 1850. p. 625; *Lehrb. d. Physiol.* Lahr 1858—59. p. 410.

[3] LICHTHEIM, *Die Störungen des Lungenkreislaufs und ihr Einfluſs auf den Blutdruck.* Breslau 1876.

[4] L. TRAUBE, *Gesammelte Beitr. z. Pathol. u. Physiol.* Berlin 1871. Bd. I. p. 1.

[5] CL. BERNARD, *Leçons sur la physiol. et la pathol. du système nerv.* Paris 1858. T. II. p. 352.

[6] O. FREY, *Die pathol. Lungenveränder. nach Lähmung der N. vagi.* Leipzig 1877. — J. STEINER, *Arch. f. Physiol.* 1878. p. 218.

die ältere Beobachtung BODDAERTS[1], daſs bei Vögeln die Lungenalteration nach Durchschneidung der Vagi am Halse unterhalb der den oberen Kehlkopf mit motorischen Fasern versorgenden Äste ausbleibt, daſs sie aber eintritt, sobald nach Durchschneidung der letzteren die Regurgitation des Kropfinhalts in den gelähmten Kehlkopf möglich wird. Strenge bewiesen würde die TRAUBEsche Lehre aber jedenfalls sein, wenn sich bestätigen sollte, daſs von den Inhaltsbestandteilen der Mundhöhle nur gewisse Formelemente, und zwar gewisse in derselben wuchernde Pilzformen, die Vaguspneumonie verursachten.[2] Auf die Folgen der geänderten Mechanik allein dagegen lassen sich sicher nicht alle in den Lungen auftretenden Veränderungen zurückführen, wie von BERNARD versucht wurde, nach welchem durch das erschwerte Atmen eine übermäſsige Ausdehnung der Lungen, dadurch Emphysem mit Berstung von Blutgefäſsen u. s. w. entstehen soll. Wie dem auch sei, als Grund des unvermeidlich nach der Durchschneidung beider Vagi eintretenden Todes kann die fragliche Alteration der Lungen nicht betrachtet werden, weil dieselbe, wie von verschiedenen Beobachtern (BLAINVILLE, BERNARD) konstatiert ist, zuweilen auch gänzlich fehlen kann, ohne daſs die Tiere die Operation länger als gewöhnlich überlebt hätten.

Einfluſs des *nervus vagus* auf die Verdauung und den Stoffwechsel.

Der Vagus entsendet zum Magen Fasern, deren Erregung peristaltische Kontraktionen desselben hervorruft.[3] Er enthält aber auch Fasern, deren Erregung mindestens einen Abschnitt des Magens, die Kardia, in den erschlafften Zustand überführt.[4] Von der Muskulatur der letzteren wird angenommen, daſs dieselbe ihre motorischen Fasern aus erster Hand von den Ganglienhaufen des AUERBACHschen Plexus der Magenwand empfängt, von seiten der Vagi also nur durch Vermittelung eingeschalteter Ganglienzellen in Verkürzung beziehungsweise in Erschlaffung versetzt wird. Die Erschlaffungsfasern der Kardia, *nn. dilatatores cardiae*, verlaufen vorzugsweise in den direkt zur Kardia sich begebenden Vagusästen, die Verkürzungsfasern, *nn. constrictores cardiae*, in den die Wände des übrigen gröſseren Magenabschnitts versorgenden. Doppelseitige Durchschneidung der Vagi hat tonischen Verschluſs der Kardia zur Folge, weil die selbständige Thätigkeit der peripheren Nervenzentren des AUERBACHschen Plexus nicht mehr vom Hirne aus durch Vermittelung der Erschlaffungsfasern gehemmt wird. Ob ähnliche Innervationsverhältnisse auch für die andern Magenabschnitte, Fundus und Pylorus, bestehen, ist noch nicht untersucht worden.

---

[1] BODDAERT, *Journ. de la physiol.* 1862. T. V. p. 442 u. 527.
[2] JENS SCHOU, *Fortschr. d. Med.* 1885. p. 483.
[3] BUDGE, *Nov. act. acad. Leopold. Carol.* 1860. Vol. XXVII. p. 255.
[4] V. OPENCHOWSKI, *Ctrbl. f. d. med. Wiss.* 1883. p. 545.

Fraglich ist, ob der Vagus der einzige Bewegungsnerv des Magens, letzterer nach doppelter Vagusdurchschneidung vollständig gelähmt ist. Dafs dies nicht der Fall sei, schlossen BIDDER und SCHMIDT[1] aus der auch nach dieser Operation beobachteten Überführung der Speisen aus dem Magen in den Zwölffingerdarm, während andre, wie z. B. RAVITSCH und NASSE[2] Zurückhaltung der Speisen im Magen nach der Vagussektion beobachteten und daraus die ausschliefsliche Herkunft der motorischen Magennerven aus dem Vagus folgerten. RAVITSCH meint, dafs, wenn trotz Durchschneidung der Vagi noch Speisen in das Duodenum gelangten, dies durch eine direkte Reizung der peripherischen Vagusenden im Magen durch die Speisen geschehe. BERNARD schliefst auf die vollständige Lähmung des Magens nach der Vagusdurchschneidung aus dem Umstand, dafs er mit dem durch eine Magenfistel ins Innere des Magens eingeführten Finger keine Zusammenschnürung fühlen konnte. SCHIFF und ADRIAN[3] beobachteten Magenkontraktionen auch auf Reizung des *plexus coeliacus* oder des Grenzstrangs des Sympathicus, betrachten diesen demnach als zweite Quelle motorischer Magennerven.

Unzweifelhaft tritt vollständige Lähmung des Ösophagus nach der Durchschneidung des Vagus ein. Es häufen sich daher die hinabgeschluckten Speisen in demselben an und weiten ihn erst beträchtlich aus, bevor sie durch Druck den Widerstand der geschlossenen Kardia überwinden und in den Magen gelangen oder wieder nach oben entleert werden. Mehrfach werden dem Vagus auch motorische Fasern für die Gedärme zugeschrieben[4]; Reizung des Stammes am Halse ruft peristaltische Bewegungen des Dünn- und Dickdarms hervor. Nach KUPFFER und LUDWIG soll merkwürdigerweise der Erfolg sicherer bei getöteten Tieren als bei lebenden eintreten. Die Annahme BUDGEs, dafs die Längsfasern des Darms unter der Herrschaft des Vagus, die Ringfasern unter der des Sympathicus stehen, ruht auf nicht unzweideutigen Beobachtungen. Wir kommen hierauf zurück. Endlich wäre noch zu erwähnen, dafs die Halsstämme der Vagi nach ROSSBACH und QUELLHORST[5] vasomotorische (genauer vasokonstriktorische) Nerven für die Blutgefäfse des Magens und der Därme, nach einigen[6] auch für die glatte Muskulatur der Lungenbronchien und der Lungeninfundibula (s. Bd. I. pag. 313) führen.

Ob in der Bahn des Vagus sensible Fasern des Magens vorhanden sind, ist weniger zweifelhaft, als dafs diese Fasern die spezifischen Gemeingefühle des Hungers und Durstes vermitteln,

---

[1] BIDDER u. SCHMIDT, *Die Verdauungssäfte u. der Stoffwechsel.* Mitau 1852. p. 90.

[2] RAVITSCH, *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1861. p. 770.

[3] SCHIFF, MOLESCHOTTS *Unters. z. Naturlehre.* 1861. Bd. VIII. p. 523. — ADRIAN, s. ECKHARDs *Beitr. z. Anat. u. Physiol.* Giefsen 1863. Bd. III. p. 59. — J. MUELLER, *Lehrb. der Physiol.* Coblenz 1844. 4. Aufl. p. 631 u. 634.

[4] KUPFFER u. LUDWIG, *Wiener Stzber.* Math.-natw. Cl. 1857. Bd. XXV. p. 580. — J. BUDGE, *Nov. act. acad. Leopold. Carol.* 1860. Vol. XXVII. p. 255. — MARTIN, *Über d. peristalt. Bew. d. Dünndarmes.* Dissert. Giefsen 1859.

[5] ROSSBACH, PFLUEGERs *Arch.* 1875. Bd. X. p. 439. — ROSSBACH u. QUELLHORST, *Vhdl. d. phys.-med. Ges. zu Würzburg.* 1876. Bd. IX. p. 13. — BOEHM, *Arch. f. experim. Pathol. u. Pharmakol.* 1875. Bd. IV. p. 360. — Vgl. dagegen VULPIAN, *Leçons sur l'appareil vasomoteur.* Paris 1874 T. I. p. 475.

[6] Vgl. VOLKMANN, R. WAGNERs *Hdwrtbch. d. Physiol.* Bd. II. Art. *Nervenphysiol.* p. 586. — P. BERT, *Leçons sur la physiol. comparée de la réspiration.* Paris 1870. p. 376. — TOEPLITZ, *Über d. Innervation d. Bronchialmusculatur.* Dissert. Königsberg 1873. — L. GERLACH, PFLUEGERs *Arch.* 1876. Bd. XIII. p. 491.

wie vielfach behauptet worden ist. BIDDER und SCHMIDT und ebenso BERNARD sahen Hunde nach der Durchschneidung beider Vagi Speisen und Getränke mit noch gröfserer Gier als gewöhnlich verschlucken; da das Genossene wegen Lähmung des Ösophagus nicht in den Magen gelangte, versuchten die Tiere das Erbrochene immer und immer wieder sich einzuverleiben.

Allgemein schrieb man vor einiger Zeit dem Vagus die Funktion zu, der Sekretion des normalen, verdauungskräftigen Labsafts vorzustehen. Wir sind schon Bd. I. pag. 160 dieser Behauptung entgegengetreten. Auch nach Durchschneidung beider Vagi wird ein saurer, Albuminate in Peptone verwandelnder Magensaft abgesondert, qualitative und quantitative Alterationen der Sekretion sind als Folgen anderweitiger Wirkungen der Operation, also als indirekte Effekte derselben, zu betrachten.

So rührt z. B. die meistens eintretende beträchtliche Herabsetzung der Quantität des Sekrets davon her, dafs die verschluckten Speisen und Getränke sich in dem gelähmten Ösophagus anhäufen, statt in den Magen zu gelangen, und dafs somit Reiz und Material zur Bildung des Sekrets mangelt. Es steigt die Quantität des Sekrets, wenn man durch Fisteln Wasser in den Magen injiziert hat, wodurch zugleich auch der im spärlichen Sekret verminderte Säuregehalt wieder erhöht wird. Stände der Vagus zu den Magensaftdrüsen in demselben Verhältnis, wie der Facialis und Glossopharyngeus zu den Speicheldrüsen, so müfste, wie bei letzteren, durch Galvanisieren der Vagi eine reichliche Sekretion herbeizuführen sein. Diese Unabhängigkeit der Magensaftsekretion von den im Halsstamm des Vagus enthaltenen Nervenfasern ist später durch zahlreiche Beobachtungen bestätigt worden. Es blieb indessen eine Möglichkeit, auf welche VOLKMANN[1] hingewiesen hat; es könnten die sekretorischen Nerven des Magens unterhalb der Durchschneidungsstelle am Halse in die Bahn des Vagus übertreten, in welchem Fall sie allerdings dem Sympathicus zuzurechnen wären. Wirklich will PINCUS[2] nach Durchschneidung der Vagi im *foramen oesophageum* weit erheblichere Störungen der Magensekretion beobachtet haben als bei Durchschneidung am Halse, und erklärt dies aus dem (auch mikroskopisch wahrscheinlich gemachten) Zutritt sympathischer Fasern vom Grenzstrang zu den unteren Teilen des Vagus. Diese zutretenden, der Sekretion vorstehenden Fasern werden von PINCUS als vasomotorische betrachtet. KRITZLER, SCHIFF und ADRIAN[3] haben die Angaben von PINCUS, soweit sie sich auf die Magenverdauung beziehen, nicht bestätigt gefunden. SCHIFF durchschnitt bei Hunden am Magen selbst die zu ihm tretenden Vagusäste und aufserdem noch den Ösophagus bis auf die Schleimhaut, um etwaige in seiner Wand verlaufende Vagusäste zu zerstören. Die so operierten Tiere frafsen und verdauten wie gesunde, sonderten einen sauren Magensaft ab, welcher Eiweifs in Pepton verwandelte. SCHIFF und ADRIAN behaupteten aber noch weiter, dafs die vom *plexus coeliacus* zum Magen gehenden Äste ohne Einflufs auf seine Sekretion sind, da sie keine Störungen derselben nach Exstirpation des Plexus konstatieren konnten. Sie glauben daher, dafs die Magenabsonderung überhaupt von einer Nerveneinwirkung gänzlich unabhängig sei, wenn nicht, wie ADRIAN hinzufügt, die Magenwand selbst nervöse Zentren dafür enthalte.

---

[1] VOLKMANN, R. WAGNERS *Hdwrtbch. d. Physiol.* Bd. II. Art. *Nervenphysiol.* p. 584.

[2] PINCUS, *Exper. de vi nerv. vagi et sympath. ad vasa, secretionem, nutritionem tractus intestinalis et renum.* Dissert. Vratislaviae 1856.

[3] KRITZLER, *Über d. Einfl. d. nerv. vagus auf die Beschaff. d. Secret. der Magensaftdrüsen u. d. Verdauung.* Dissert. Giefsen 1860. — SCHIFF, *Schweiz. Monatsschrift f. prakt. Med.* 1860. Nr. XI. u. XII. — ADRIAN a. a. O.

Nach BERNARD[1] soll die Durchschneidung der Vagi die Absorption im Magen beträchtlich verlangsamen. RAVITSCH bestätigt diese Angabe. Auf die ebenfalls von BERNARD behauptete Beziehung des Vagus zur Zuckerbildung in der Leber kommen wir später zurück.

Nach der Durchschneidung der Vagi treten, wie bereits erwähnt, beträchtliche Störungen in der allgemeinen Ernährung ein, bei Durchschneidung beider Nerven erfolgt der Tod früher, ehe die fraglichen Störungen ausgeprägt sind. H. NASSE sah nach Durchschneidung nur eines Vagus bei Hunden konstant beträchtliche Abmagerung eintreten, das Blut ärmer an Zellen, reicher an Albumin und Wasser werden, die Verdauung schlechter von statten gehen, mehr unverdaute Nahrungsstoffe mit den Exkrementen abgeführt, dafür weniger Harnstoff, als Produkt umgesetzter Albuminate, durch die Nieren ausgeschieden werden. Wir wissen nichts über die Art des ursächlichen Zusammenhangs dieser noch wenig genau definierten Störungen mit der Trennung der Vagusfasern von ihren Zentralorganen, wir wissen nicht, von welchen direkten Wirkungen der Vagusdurchschneidung alle jene Störungen als sekundäre Folgen abzuleiten sind.

Wir gelangen nun zum zwölften und letzten Hirnnerven, dem *Nervus hypoglossus*, dem Zungenfleischnerven, dessen Funktionen im Gegensatz zu vielen seiner Vorgänger keineswegs mannigfaltig sind. Die Reizungen desselben haben ergeben, dafs der Hypoglossus von haus aus rein motorisch ist, erst aufserhalb der Schädelhöhle sensible Fasern, wahrscheinlich aus dem Halsgeflecht, nach LONGET[2] auch aus dem Trigeminus, erhält. LONGET sah keine Schmerzzeichen bei mechanischen Verletzungen der Wurzelfäden des Nerven eintreten, während die Durchschneidung desselben oberhalb des grofsen Zungenbeinhorns konstant heftige Schmerzen erzeugt nach übereinstimmenden Beobachtungen von LONGET, HERB. MAYO und MAGENDIE. An dem Tastsinn und Gemeingefühl der Zunge hat indessen der Hypoglossus keinen Teil, ebensowenig, wie mehrfach erwähnt, am Geschmackssinn. Dagegen führt er der Zungenschleimhaut gefäfsverengende, also wiederum motorische Nerven zu.[3]

Die vom Hypoglossus versorgten Muskeln sind die *Genio-*, *Palato-*, *Stylo-*, und *Hyoglossi*, sowie der *longitudinalis* und *transversus linguae*. Von Bedeutung für den Schluckakt sind nur die *Hyoglossi* und der *longitudinalis linguae*[4] von denen der letztere die Zungenspitze an das Gaumengewölbe festdrückt, die ersteren die freie Fläche der Zungenwurzel nach hinten und unten auf den Kehldeckel herabziehen und so den Eingang zur Luftröhre versperren, gleichzeitig

[1] CL. BERNARD, *Leçons sur la physiol. et la pathol. du système nerv.* Paris 1858. T. II. p. 429.
[2] LONGET, *Anat. u. Physiol. d. Nervensyst.*, übersetzt von A. HEIN. Leipzig 1849. Bd. II. p. 412.
[3] SCHIFF, *Arch. f. physiol. Heilk.* 1853. Bd. XII. p. 377. — VULPIAN, *Leçons sur l'appareil vaso-moteur*. Paris 1875. T. I. p. 154.
[4] KRONECKER u. MELTZER, *Arch. f. Physiol.* 1883. Supplmtbd. p. 328 (337).

aber auch durch die Rückwärtsbewegung der Zunge dem zwischen derselben und dem Gaumengewölbe eingeschlossenen Bissen einen ebenfalls rückwärts gegen die Speiseröhre gerichteten Stofs erteilen.

Hinsichtlich des zentralen Ursprungs des *n. hypoglossus* ist erwiesen, dafs er in der hinteren Spitze der Rautengrube jederseits dicht neben der Raphe aus einer Anhäufung grofser multipolarer Ganglienzellen, den Hypoglossuskernen STILLINGS (*n. hg.* Fig. 181), hervorgeht. Nicht hinlänglich sichergestellt ist dagegen, ob sich die Stämme der Hypoglossi in der *medulla oblongata* kreuzen, ja selbst blofs teilweise kreuzen. Nach SCHROEDER VAN DER KOLK[1] wäre nur eine indirekte Kreuzung in der Art nachweislich, dafs von der Innen- und Aufsenseite der Kerne besondere Fasern abtreten, welche sich durch die Raphe zur gegenüberliegenden Seite begeben, um hier umzubiegen und als Longitudinalfasern zu den Organen des Willens im Hirn emporzusteigen. Aufserdem stehen die beiderseitigen Kerne nach SCHROEDER VAN DER KOLK auch durch quere Kommissurenfasern untereinander in Verbindung, wodurch der regelmäfsig bilateralen Wirkung dieser Nerven die notwendige anatomische Grundlage gegeben ist. Endlich sollen die Hypoglossuskerne auch noch mit den Oliven durch ein Faserbündel zusammenhängen, welche aus dem Hilus der letzteren hervorkommend direkt zu den Hypoglossuskernen zieht, während die Oliven selbst untereinander durch quere Kommissurenfasern verbunden sind.

§ 141.

Verbindung und Endigung der Rückenmarksfasern im Hirn und verlängerten Mark. Die Zentren des Hirns und des verlängerten Marks stehen mit den Längsfasern des Rückenmarks und durch diese mittelbar oder unmittelbar mit den peripherischen Spinalnerven in leitender Verbindung. Einerseits gehen, wie wir gesehen haben, vom Hirn aus Leitfasern in den Vorder- und Seitensträngen des Marks zu den Ursprungszellen der motorischen Spinalnerven in den Vorderhörnern der grauen Substanz, anderseits tritt auch die überwiegende Mehrzahl der von der Körperperipherie kommenden sensibeln Spinalnerven durch die Hinterhörner zu der grauen Zentralmasse des Rückenmarks über, und enthalten endlich die Seitenstränge, wahrscheinlich auch die GOLLsche Abteilung der Hinterstränge, die sensibeln Kommunikationsfasern mit verlängertem Mark und Grofshirn. Diese beiden Arten von Hirnnervenfasern, die Träger des Willenseinflusses zu den motorischen Spinalfasern und die Fortsetzungen der sensibeln Spinalfasern, lassen sich einem der vorhin beschriebenen gemischten Hirnnerven vergleichen, und wie bei letzteren wollen wir daher auch für sie ihre Zentralorgane im Hirn, den Weg, auf welchem sie diese erreichen, und ihre eventuellen Kommunikationen mit andern Innervationsherden aufsuchen.

Anatomische Zergliederung, physiologische Experimente und pathologische Beobachtung haben leider auch hier noch nicht zu ganz

[1] SCHROEDER VAN DER KOLK, *Bau u. Funct. d. Medulla spinal. u. oblongata.* Aus dem Holländ. von THEILE. Braunschweig 1859. p. 97.

unzweideutigen Ergebnissen geführt. Es ist bekannt, daſs die zentralen Enden beider Faserkategorien, der Leitungsfasern des Willens und der Leiter der sensibeln Eindrücke beim Menschen auf der dem peripheren Ausbreitungsgebiet derselben entgegengesetzten Hirnhälfte liegen, daſs demnach eine Kreuzung beider Leitungswege stattfindet. Wir haben oben die Frage erörtert, ob und wie weit diese Kreuzung bereits innerhalb des Rückenmarks erfolgt, und erfahren, daſs die motorischen Nerven in der Bahn des Rückenmarks keiner experimentell nachweisbaren Kreuzung unterworfen sind, wohl aber die sensibeln, welche daselbst eine nahezu vollständige Kreuzung erleiden. Es wird demnach vor allem zu untersuchen sein, an welchem andren Orte des Zentralnervensystems sich die doch nun einmal zweifellos vorhandene motorische Kreuzung vollzieht. So oft man diese Frage aufgeworfen hat, so oft hat bei der Beantwortung derselben der anatomische Befund der Pyramidenkreuzung (s. o. p. 95) eine Rolle gespielt und die Neigung bestanden, die durch das genannte Verhalten ausgezeichnete Region der *medulla oblongata* als den augenfälligen Kreuzungsort, die Pyramiden des verlängerten Marks selbst folglich als die unmittelbare Fortsetzung der motorischen Rückenmarksbahnen anzusprechen. Leider muſs aber, wie schon früher (p. 40) so auch jetzt, hervorgehoben werden, daſs sich das physiologische Experiment dieser anatomischen Hypothese bisher spröde erzeigt hat. Denn nach den Versuchen MAGENDIES und SCHIFFS[1] soll die isolierte Durchschneidung einer oder beider Pyramiden nicht die geringste Störung in den Bewegungen des Rumpfs und der Extremitäten bewirken, was natürlich ganz unverträglich mit der Annahme ist, daſs in den betreffenden Abschnitten der *medulla oblongata* sämtliche willkürlich motorische Rückenmarksfasern enthalten wären. Dagegen soll die den Pyramiden vermutungsweise zugeschriebene Bedeutung den Fortsetzungen der Seitenstränge und den Hülsen- (Oliven-)Strängen im verlängerten Marke zufallen, wobei die ersteren, wie schon von LONGET behauptet wurde, lediglich die Motoren der Respirationsmuskeln, die letzteren dagegen die Motoren der Extremitäten enthalten. SCHIFF sah nach isolierter Durchschneidung eines der beiden Seitenstränge die Beweglichkeit aller vier Extremitäten unverändert erhalten, dagegen auf der Seite des Schnitts alle Atembewegungen des Rumpfs vollständig aufgehoben. Nach Durchschneidung der Hülsenstränge dagegen trat eine vorübergehende Lähmung der Extremitäten ein, ebenso vorübergehend, wie nach SCHIFF die bei Durchschneidung der Vorderstränge des Rückenmarks eintretende Lähmung, woher er jene Stränge als Fortsetzung dieser betrachtet. Indessen scheint

---

[1] SCHIFF, *Lehrb. d. Physiol.* Lahr 1857—59. p. 306 u. fg. — MAGENDIE, *Précis élémentaire*, übersetzt von HEUSINGER. 1834. Bd. I. p. 355, cit. n. SCHIFF a. a. O. — SCHIFF, PFLUEGERS *Arch.* 1870. Bd. III. p. 624.

uns, als ob in dieser Angelegenheit das letzte Wort noch nicht gesprochen wäre, und als ob neue Untersuchungen abgewartet werden müſsten, ehe man den Lehren SCHIFFS Folge zu geben hätte. Denn allzu dringend spricht für die motorische Natur der Pyramiden der Umstand, daſs sie von FLECHSIG (s. o. p. 102) bis zu Rindenbezirken des Groſshirns verfolgt worden sind, welche sich nahezu mit denjenigen decken, deren Reizung nach den Versuchen von FRITSCH und HITZIG Bewegungen, deren Exstirpation Lähmungen bestimmter Extremitätenmuskeln bewirkt; andernteils könnte sich auch das Ergebnis der SCHIFFschen Experimente vielleicht daraus erklären, daſs mehr als eine Faserverbindung zwischen den Zentren des Willens und den Ursprungszellen der motorischen Wurzeln besteht, SCHIFF mittels der Zerstörung der Pyramiden eben nur eine einzige getroffen hätte. Denn weder vom anatomischen noch vom physiologischen Standpunkt aus lieſse sich etwas dagegen einwenden, wenn man mit FLECHSIG[1] mindestens zwei solcher Willensbahnen unterscheiden wollte, eine direkte durch die Pyramidenfasern vermittelte, und eine indirekte, welche durch eine gröſsere oder geringere Zahl ganglіöser Apparate des Groſs- und Kleinhirns unterbrochen im Rückenmark durch die Seitenstränge zu den motorischen Zellen der Vorderhörner führte.

Was nun die Kreuzungsstelle der motorischen Bahnen betrifft, so ist es nach den besten Versuchen am wahrscheinlichsten, daſs nicht sämtliche von Rumpf und Extremitäten kommenden Bahnen an einer bestimmten Stelle des verlängerten Marks zugleich sich kreuzen, sondern daſs verschiedene von verschiedenen peripherischen Provinzen kommende Fasersysteme an verschiedenen Stellen der *medulla oblongata* von ihrem unteren Ende bis zum Pons, ja sogar noch oberhalb des letzteren zur entgegengesetzten Hirnhälfte hinübertreten. Ausgeschlossen ist dabei nach SCHIFF aber nicht, daſs bereits einmal gekreuzte Nervenbahnen in höher aufwärts gelegenen Verlaufsstrecken eine Rückkreuzung erleiden können und also zum zweiten Male auf die ihrem peripheren Ausbreitungsgebiete entsprechende Seite der *medulla oblongata* zu liegen kommen.

Die Methode, deren man sich zur Aufsuchung der Kreuzungsstelle in der *medulla oblongata* bedient, besteht aus der halbseitigen Durchschneidung derselben in verschiedenen Höhen mit nachträglicher Beobachtung der dabei zutage tretenden Lähmungserscheinungen (SCHIFF), oder auch mit nachträglicher Eruierung derjenigen durch Reizung der oberhalb gelegenen Groſshirnhemisphären zu erhaltenden Bewegungseffekte, welche vor dem operativen Eingriff vorhanden, durch denselben zum Wegfall gebracht worden sind (GLIKY, BALIGHIAN).[2] Nach SCHIFF, dessen Angaben sich durch ihre genaue Fassung vor allen andern auszeichnen, fallen die Erfolge wesentlich verschieden aus, je nachdem man die halbseitige Durchschneidung der *medulla oblongata* an ihrem

[1] FLECHSIG, *Über Systemerkrankungen im Rückenmark.* Leipzig 1878. 1. Heft. p. 144.
[2] GLIKY, ECKHARDS *Beitr. z. Anat. u. Physiol.* 1876. Bd. VII. p. 177. — BALIGHIAN, ebenda. 1878. Bd. VIII. p. 193.

unteren Ende oder in der Mitte oder in der Nähe des Pons, oder endlich an der Grenze zwischen ihr und dem Pons ausführt. War der Schnitt ganz unten angelegt, z. B. die linke Hälfte durchschnitten, so fand SCHIFF die ganze linke Körperhälfte gelähmt, alle Motoren also noch nicht gekreuzt; während aber die Extremitäten einige Zeit nach der Operation wieder beweglich wurden, erhielt sich die Lähmung der Muskeln der Wirbelsäule auf der linken Seite. Infolge dieser Lähmung trat bei jeder Bewegung eine Beugung der Wirbelsäule nach rechts ein, da bei dem Bestreben die Wirbelsäule zu fixieren nur die rechten Muskeln dem Willen gehorchten; diese gekrümmte Richtung der Wirbelsäule war ferner die Veranlassung, dafs die Tiere bei dem Bestreben sich geradeaus vorwärts zu bewegen eine Kreisbewegung nach rechts ausführten. Wurde der Schnitt etwas höher gelegt, so blieben die Erscheinungen dieselben, nur dafs die Beweglichkeit der Extremitäten unvollständiger wiederkehrte. Sowie aber der Schnitt das Niveau des *calamus scriptorius* erreichte, trat eine wichtige Veränderung ein, eine Krümmung der Wirbelsäule nach der entgegengesetzten Seite, also nach links, nach der Seite des Schnitts, infolge einer bleibenden Lähmung der rechtsseitigen Wirbelmuskeln, deren Motoren also an dieser Stelle des verlängerten Marks sich bereits gekreuzt haben müssen. Die Bewegungen des Tieres verwandelten sich nun in Kreisbewegungen nach der linken Seite. Diese Umkehr der Drehungsrichtungen bei tieferen und höheren halbseitigen Verletzungen des verlängerten Marks war schon früher gesehen, aber falsch gedeutet worden, man hatte die Drehungen meist als Folge einseitiger Extremitätenlähmung aufgefafst. Nähert sich die Schnittstelle noch mehr dem Pons, so tritt eine „gekreuzte Lähmung“ in den Extremitäten, und zwar eine sich allmählich wieder ausgleichende Lähmung des Vorderfufses der linken Seite, d. i. der Seite des Schnitts, und eine bleibende Lähmung des Hinterfufses der rechten dem Schnitt gegenüberliegenden Seite ein. Hieraus folgt, dafs sich an dieser Stelle die Nerven der Vorderextremitäten noch nicht, wohl aber die der Hinterextremitäten gekreuzt haben. Aus dem Umstand, dafs die Lähmung der Hinterextremität bleibt, folgert SCHIFF sogar weiter, dafs die Nerven derselben an dieser Stelle bereits ihr zentrales Ende, d. i. die Stelle, an welcher sie mit verschiedenen cerebralen Reflexbahnen in Kommunikation treten, gefunden haben. Führte SCHIFF endlich den Schnitt an der Grenze zwischen verlängertem Mark und Pons, so zeigte sich wieder Krümmung der Wirbelsäule nach der dem Schnitt entgegengesetzten Seite, wie bei Durchschneidung an der unteren Grenze, woraus SCHIFF folgert, dafs die Motoren der Wirbelsäule eine Rückkreuzung erleiden, nach erfolgtem Übertritt zur andren Seite wieder in die Markhälfte zurücktreten, welche der von ihnen versorgten Körperhälfte entspricht. Da ferner nach Durchschneidung an der genannten Stelle auch in der dem Schnitt gegenüberliegenden Vorderextremität bei Bewegung eine deutliche Abweichung nach innen eintrat, so schliefst SCHIFF, dafs daselbst auch die Motoren der Muskeln, welche die Vorderextremität nach aufsen wenden, sich gekreuzt haben müssen, während die übrigen Motoren derselben noch ungekreuzt sind und entweder höher oben sich noch kreuzen oder gar nicht; SCHIFF erkennt für Tiere die beim Menschen unzweifelhafte vollständige Kreuzung nicht an. Über das Verhalten der sensibeln Bahnen im verlängerten Mark ist aus den Versuchen SCHIFFS kein positives Ergebnis abzuleiten.

In Ermangelung eigner Versuche, welche als Kontrolle der SCHIFFschen dienen könnten, enthalten wir uns jeder Kritik der letzteren und wenden unsre Aufmerksamkeit sogleich einem höher aufwärts gelegenen Hirnteile zu, den Grofshirnstielen, welche als einziger Kommunikationsweg des Grofshirns mit allen übrigen Abschnitten des Zentralnervensystems notwendig sämtliche sensible und motorische Leitungsbahnen in sich vereinigen müssen und

Gegenstand einer sehr sauber durchgeführten Arbeit von AFANASIEFF[1] geworden sind. Die Schlufsfolgerungen, zu welchen derselbe gelangt, stützen sich auf zum teil mehrwöchentliche Beobachtungen von Kaninchen, denen mittels eines geschickten Operationsverfahrens intrakraniell die Grofshirnstiele ein- oder beiderseitig in verschiedenen Höhen durchschnitten worden waren, und besagen, dafs die in der *medulla oblongata* beginnende Kreuzung der motorischen Leitungsbahnen erst in der Gegend des *Tuber cinereum*, wo sie die Nervenfasern der gesamten Rumpf- und Extremitätenmuskeln umfafst, ihre Vollendung erreicht, sich tiefer abwärts dagegen in der Nähe der Brücke nur auf die für die Extremitäten bestimmten motorischen Nervenfasern erstreckt. Hinsichtlich der sensibeln Leitungsbahnen ermittelte AFANASIEFF, dafs dieselben, wie bei ihrer schon tief im Rückenmark sich vollziehenden Kreuzung übrigens nicht wunder nehmen kann, im ganzen Bereiche der Grofshirnstiele total gekreuzt verlaufen. Denn gleichviel in welcher Höhe die Durchschneidung der genannten Gehirnteile stattgefunden hatte, stets erwies sich die Sensibilität ausschliefslich auf der ganzen dem operativen Eingriff gegenüberliegenden Körperhälfte herabgesetzt. Bei Kaninchen würde hiernach eine totale Hemiplegie, d. h. eine halbseitige sowohl die Gefühls- als auch die Bewegungsnerven einer ganzen Körperhälfte gleichmäfsig betreffende Lähmung auf eine Zerstörung von Grofshirnteilen hinweisen, welche erstens oberhalb der Eintrittsstelle der Grofshirnstiele in die Hemisphären gelegen sein und zweitens die der gelähmten Körperhälfte entgegengesetzte Hirnhälfte betroffen haben müfsten. Dafs dieser Satz aber nicht blofs für eine einzige Tierart, sondern speziell auch für den Menschen Geltung besitzt, ergibt sich aus zahlreichen klinischen Sektionsbefunden, welche an Leichnamen von Personen, die während des Lebens die Erscheinungen einer Hemiplegie dargeboten hatten, jedesmal Verletzungen der Sehhügel, Streifenhügel und der ihre nächste Umgebung bildenden weifsen Abschnitte der Grofshirnhemisphären, sei es durch Blutergüsse, sei es durch entzündliche Exsudate oder Geschwülste oder Verwundungen, nachweisen.

Hiermit haben wir denn das Gebiet der Grofshirnhemisphären erreicht und zugleich einen Bezirk derselben näher umgrenzt, dessen enge Beziehung zu den Zentren der Willenserregung und der bewufsten Empfindung, welche wir im Grofshirn zu vermuten berechtigt sind, keinem Zweifel unterliegen kann. Es empfiehlt sich daher, die weitere Verfolgung der sensibeln und motorischen Leitungsbahnen des Rückenmarks gerade an diesen Bezirk anzuknüpfen. Wir bemerken zuvörderst, dafs das Ziel, welches erreicht werden soll, die Ermittelung eines äufsersten Hirngebiets sein mufs, dessen Zerstörung Motilitäts- und Sensibilitätslähmungen zur unmittelbaren

[1] AFANASIEFF, *Wien. medicin. Wochenschrift.* 1870. No. 9—12.

Folge hat und dessen anatomische Beschaffenheit sich mit der auf gute Gründe gestützten gangbaren Vorstellung von der äufseren Gestaltung eines nervösen Zentralapparats vereinbaren läfst. Wo die gesuchte Endstation also auch schliefslich aufgefunden werden sollte, eines Umstands dürfen wir im voraus versichert sein, dafs sie keinesfalls in Abschnitten der lediglich Nervenfasern führenden weifsen Substanz, sondern nur in den ganglienzellenreichen Anhäufungen grauer Substanz enthalten sein kann, welche den Hemisphären des Grofshirns so wenig wie den übrigen grofsen Abteilungen des Zentralnervensytems fehlen. Betrachten wir von diesem Standpunkt aus die oben erwähnten Erfahrungen der Pathologen, so wäre also vor allem die Möglichkeit ins Auge zu fassen, ob vielleicht die grofsen Ganglienmassen der Seh- und Streifenhügel die Herde darstellten, in welchen der Wille entsteht und die peripher ausgelöste Thätigkeit sensibler Nervenröhren ihre psychische Umwandelung in bewufste Empfindung erleidet. Es bedarf keiner weitläufigen Auseinandersetzung, um einzusehen, dafs die pathologische Beobachtung weder für noch gegen die Möglichkeit einer solchen Auffassung verwertet werden kann. Denn die Erscheinung der Hemiplegie würde sich auf Grund des objektiven Thatbestandes sowohl erklären, wenn das zerstörte Hirngebiet wirklich schon die eigentlichen Zentren der Willenserregung und der bewufsten Empfindung enthielte, als auch wenn dasselbe Apparate der Art gänzlich entbehrte und nur eine Durchgangsstation für die motorischen und sensibeln Leitungsfasern des Rückenmarks zu höher aufwärts gelegenen und dann eben nur noch in der grauen Rindensubstanz der Grofshirnlappen zu suchenden psychischen Endorganen bildete. Alles dreht sich also schliefslich um die Beantwortung der Frage, ob aufser der Verletzung der Seh- und Streifenhügel nebst weifser Umgebung nicht auch noch diejenige des Oberflächengraus der Hemisphären gekreuzte Sensibilitäts- und Motilitätslähmungen bedingt. Ist letzteres der Fall, so würde freilich noch immer nicht folgen, dafs sich die Grofshirnganglien an den psychischen Vorgängen des Wollens und Empfindens gar nicht beteiligten, jedenfalls aber für immer davon Abstand zu nehmen sein, in ihnen die einzigen wesentlichen Herde seelischer Thätigkeiten zu erblicken. — Die Versuche der Physiologen, dem angeregten Problem eine fruchtbare Lösung abzugewinnen, schienen lange Zeit ganz hoffnungslos, einerseits hatte sich fast allgemein die Überzeugung Bahn gebrochen, dafs mechanische, chemische, elektrische Reizung der grofsen Hemisphären weder Muskelzuckungen noch Schmerzensäufserungen zu erzeugen imstande wäre, anderseits ergab die Abtragung der Hemisphären oder gröfserer Abschnitte derselben bei Tieren und Menschen höchst abweichende und vieldeutige Resultate. So berichtet Flourens, dafs die Exstirpation der Grofshirnlappen bei Vögeln und Reptilien alle auf eine ausdrückliche Willensthätigkeit des Tieres selbst zu beziehende Bewegungen völlig aufhebe, und doch

beschreibt er selbst Bewegungen, welche schwerlich als nicht spontane zu erweisen sind. Ebenso berichten andre Beobachter, DESMOULINS, BOUILLAUD, LONGET, über freiwillige Bewegungen, welche sie bei niederen Wirbeltieren nach Abtragung der Hemisphären beobachtet haben, ja LONGET gibt an, daſs nach Entfernung einer Gehirnhalbkugel bei Vögeln oft kaum eine vorübergehende Schwäche der gegenüberliegenden Körperhälfte wahrzunehmen sei.

GOLTZ[1] wiederum spricht dem seines Groſshirns beraubten Frosch jedwede spontane Willensthätigkeit ab, erkennt demselben aber nichtsdestoweniger einen Rest von Intelligenz, später von Anpassungsvermögen, zu, welcher das zu Sprüngen angereizte Tier befähigt, seine in diesem Falle ganz normal von statten gehenden Muskelaktionen den verschiedenartigsten äuſseren Bedingungen gemäſs einzurichten. Dagegen existiert eine groſse Menge von Beobachtungen an Menschen über eine wesentliche Beeinträchtigung oder völlige Vernichtung des willkürlichen Bewegungsvermögens durch Verletzungen oder Entartungen der groſsen Hemisphären; oft wurde bei völlig gelähmten keine andre pathologisch-anatomische Veränderung im Hirn angetroffen als Erweichung der Rindenschicht des Groſshirns. Häufig hat man ferner partielle krankhafte Veränderungen der Hemisphären von partiellen Lähmungen einzelner Glieder oder nur einzelner Muskeln begleitet gesehen, womit offenbar ein Hinweis darauf gegeben ist, daſs den verschiedenen peripheren Nervenfasergruppen separate Abschnitte der Hemisphären als Willenszentren zugehören.

Es würde dem Zwecke eines Lehrbuchs wenig entsprechen, einen genauen Abriſs der zahllosen vergeblichen Versuche zu liefern, durch welche man in älterer Zeit den zwischen Groſshirn und willkürlichen Muskelbewegungen ohne jede Frage bestehenden funktionellen Beziehungen nahe zu kommen bestrebt gewesen ist, und aus dem gleichen Grunde glauben wir auch davon absehen zu müssen, über die noch unklareren älteren Befunde hinsichtlich des zwischen Groſshirn und bewuſstem Empfinden existierenden Verhältnisses Bericht zu erstatten.[2] Wir dürfen uns diese trostlose Arbeit um so eher ersparen, als die ganze uns beschäftigende Frage in eine völlig neue und viel versprechende Phase getreten ist, seit HITZIG[3], anfänglich zusammen mit FRITSCH, dann ohne Mitarbeiter, im Widerspruch mit allen seinen Vorgängern unwiderleglich nachgewiesen hat, erstens, daſs die Exstirpation bestimmter Rindenbezirke des Groſshirns bei Tieren (Hunden, Affen) eine gekreuzte Motilitätslähmung bestimmter willkürlicher Muskeln hervorbringt, und zweitens, daſs die elektrische Reizung der

---

[1] GOLTZ, *Beitr. z. Lehre v. d. Funct. d. Nervencentren d. Frosches.* Berlin 1869.

[2] Eine sehr sorgfältige Sammlung des älteren Materials findet sich bei LONGET, *Anat. u. Physiol. d. Nervensyst.*, übers. von A. HEIN. Leipzig 1847. Bd. I. p. 518.

[3] FRITSCH u. HITZIG, *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1870. p. 300, u. HITZIG, *Unters. über d. Gehirn.* Berlin 1874. p. 1, 32, 63, 114, 126.

nämlichen Rindenbezirke in eben diesen Muskeln, also auf gekreuzten Bahnen, Zuckungen auslöst.

Die hohe Bedeutung dieser Entdeckung hat einen sehr beredten Ausdruck in der überaus grofsen Zahl von Abhandlungen gefunden, welche sich die Entwickelung und Beleuchtung des von FRITSCH und HITZIG neu eröffneten Untersuchungsgebietes angelegen sein liefsen.[1] An eine vollständige Wiedergabe des hierbei zutage geförderten Materials kann hier natürlich nicht gedacht werden, unsrem Zwecke genügt es, auf die wesentlichsten Gesichtspunkte, welche bei der zum teil noch in der Schwebe befindlichen Diskussion zur Erörterung gekommen sind, aufmerksam zu machen.

Um zunächst dem Thatbestande selbst eine sinnfälligere Form zu geben, reproduzieren wir im wesentlichen das Oberflächenbild eines Hundehirns (s. Fig. 184), welches FRITSCH und HITZIG ihrer ersten Mitteilung beigefügt, und auf welchem sie durch Zeichen die Orte hervorgehoben haben, deren direkte Beziehungen zu bestimmten willkürlichen Muskelgruppen ihnen festzustellen gelang. Die mit *I*, *II* und *III* bezeichneten Gyri führen nach OWEN die Namen des *gyrus praefrontalis* (*pfr.*), *postfrontalis* (*pofr.*) und *supersylvianus* (*sus.*) und enthalten bei *n* den Reizbezirk für die Nackenmuskeln, bei *e*, *fl*, *h* und *g* der Reihe nach die Reizbezirke für die Extensoren (*e*) und Flexoren (*fl*) der Vorderextremität, für die Muskulatur der Hinterextremität (*h*), und für die Gesichtsmuskeln (*g*). Im allgemeinen sind es also die vorderen Abschnitte der Grofshirnhemisphären, denen man motorische Wirkungen zuzuschreiben hat. Genauere Ortsbestimmungen sind um so weniger angebracht, als Anordnung und Umfang der Oberflächenbezirke, deren Reizung Bewegung bestimmter Muskelgruppen hervorruft, nicht nur je nach der Tierart und individuell,

Fig. 184.

---

[1] Vgl. namentlich BRAUN, ECKHARDS *Beitr. z. Anat. u. Physiol.* Giefsen 1875—76. Bd. VII. p. 127; GLIKY, ebenda p. 177; FERRIER, *Functions of the Brain.* London 1876, dasselbe in deutscher Übers. v. OBERSTEINER, *Die Funct. d. Gehirns.* Braunschweig 1879. — BALOGH, s. *Jahresber. üb. d. Fortschr. d. Anat. u. Physiol.* von HOFMANN u. SCHWALBE. 1876. Bd. V. p. 35. — LUCIANI e TAMBURINI, *Sui centri psico-motori corticali.* Reggio-Emilia 1878, *Estratto dall' Archivio per le Scienze Mediche.* anno II. fascicolo 2 e 3. 1877.

sondern sogar bei einem und demselben Tiere auf den beiderseitigen Hemisphären erheblichen Schwankungen unterworfen sind.[1] Nichtsdestoweniger ist aber das Vorkommen motorischer Reizbezirke im Vorderhirn als eine typische Erscheinung im Reiche der Wirbeltiere anzusehen, da selbst bei einem so niedrig stehenden wie dem Frosche[2] durch Erregung der vorderen Grofshirnabschnitte Zuckungen der Hinterextremitäten auf gekreuzten Bahnen ausgelöst werden können. Fragt man endlich, in wie weit diese auf visisektorischem Wege gewonnenen Ergebnisse auf den Menschen übertragen werden dürfen, so ist nach mannigfachen pathologischen Erfahrungen nicht mehr zu zweifeln, dafs im Hirne desselben ganz entsprechende Einrichtungen bestehen müssen. Denn einesteils liegen Berichte über Kranke vor, welche, während des Lebens von einer Lähmung bestimmter Muskelgruppen befallen, nach dem Tode bei der Sektion eine umschriebene Herderkrankung in örtlich mit den motorischen Rindenbezirken des Hundes offenbar nahe übereinstimmenden Abschnitten der Hirnoberfläche wahrnehmen liefsen[3], anderenteils ist von BARTHOLOW[4] in einem Falle konstatiert worden, dafs elektrische Reizung der durch einen Knochendefekt blofsgelegten menschlichen Hirnkonvexität gerade so wie bei Tieren zu der Entstehung von Muskelzuckungen Anlafs gibt.

Die Tragweite dieser mit dem so beharrlich verkündigten Dogma der absoluten Reizunempfänglichkeit des Gehirns für immer aufräumenden Thatsachen hängt wesentlich ab von der Beschaffenheit der histologischen Elemente, deren Erregung die beschriebenen Motilitätswirkungen hervorbringt. Um sich hierüber zu entscheiden, ist vor allem der häufig verteidigten Vorstellung, als ob die beobachteten Reizerfolge nicht von oberflächlich im Rindengrau selbst enthaltenen, sondern von tief im Markweifs der Grofshirnhemisphären versteckten nervösen Gebilden ihren Ausgang nähmen, zu begegnen. So oft man sich der Elektrizität als Erregungsmittel nervöser Zentralorgane bedient hat, so oft ist die Eigenschaft des galvanischen Stromes sich in den leitenden Gewebsmassen allseitig ausbreiten zu können auch benutzt worden, um die an seine Reizwirkung geknüpften Bestimmungen des Reizortes zu verdächtigen. Gerade wie es immer Forscher gegeben hat und noch gibt, welche jeden positiven Erfolg, den man durch elektrische Reizung der grauen Substanz oder der weifsen Stränge des Rückenmarks erzielt, aus der störenden Ausbreitung des zugeleiteten Stromes auf manchmal weit entlegene vordere oder hintere

---

[1] Vgl. L. HERMANN, PFLUEGERS *Arch.* 1874. Bd. X. p. 77. — LUCIANI e TAMBURINI, a. a. O. p. 28 u. 76. — HITZIG, *Unters. üb. d. Gehirn.* Berlin 1876. p. 13.

[2] O. LANGENDORFF, *Ctrbl. f. d. med. Wiss.* 1876. p. 945.

[3] Vgl. S. EXNER, *Unters. üb. d. Localisation der Functionen in der Grosshirnrinde des Menschen.* Wien 1881.

[4] BARTHOLOW, *The americ. Journ. of the medic. sciences* for April 1874. No. CXXXIV. p. 305, In bezug auf die Experimente BARTHOLOWs scheint uns indessen hervorgehoben werden zu müssen dafs sie schwerlich mit den humanitären Zielen der Heilkunde in Einklang zu bringen sein dürften, und dafs ihre eventuelle Wiederholung durchaus unstatthaft wäre.

Wurzelfasern der Spinalnerven erklärt wissen wollen, geradeso ist auch bezüglich der elektrischen Hirnreizung bestritten worden, daſs dieselbe einer streng auf den Applikationsort beschränkten Lokalisation fähig sei. Ungeachtet der Hartnäckigkeit, mit welcher solche Behauptungen verfochten werden, ist aber von ihnen abzusehen. Denn erstens wären Befürchtungen einer ungemessenen und unmessbaren Ausbreitung des elektrischen Stromes im vorliegenden Falle nur dann zu teilen, wenn es sich um Zuleitung von verhältnismäſsig intensiven Stromkräften handelte, nicht aber, wenn man so geringe Stromstärken in Gebrauch zieht, wie sie die Vorsicht eines tadellosen Experimentierens erheischt, und wie sie die groſse Empfindlichkeit der reizbaren Substanz auch nur erfordert, und zweitens hat sich gezeigt[1], was die ganze Frage erledigt, daſs durch mechanische Reizung, durch Zerquetschung kleiner Partien der grauen Hirnrinde, welche naturgemäſs ihren Angriffspunkt nicht merklich überschreiten kann, die nämlichen Reizeffekte wie durch schwache Induktionsströme erhalten werden. Es sind also die durch vorsichtig abgemessene elektrische, sowie die durch mechanische Einwirkungen auf bestimmte Abschnitte der Groſshirnoberfläche hervorgerufenen Muskelbewegungen unstreitig als durch die Erregung nervöser Elemente des oberflächlichen Rindengraus bedingt anzusehen.

Es haben ferner aber auch die erregten Elemente des Hirngraus die Bedeutung nervöser Zentralapparate, d. h. voraussichtlich von Ganglienzellen. Gegen diesen jetzt unbestreitbaren Satz konnte nur anfänglich, als das von Fritsch und Hitzig neu erschlossene Forschungsgebiet noch allzu wenig durchgearbeitet war, mit einigem Grunde eingewandt werden, daſs die auf Reizung der motorischen Hirnbezirke auftretenden Muskelzuckungen auch nach örtlicher Abtragung des Rindengraus durch Reizung der von letzterem bedeckten hauptsächlich aus Nervenfasern bestehenden Marksubstanz ausgelöst werden konnten, daſs also möglicherweise die in der grauen Oberflächenschicht enthaltenen Nervenfasern oder gar infolge der Tiefenausbreitung des erregenden Stromes diejenigen der weiſsen Substanz, nicht jedoch gangliöse Apparate des Rindengraus, die Unterlage des wirksamen Reizes gebildet hätten. Einwürfe der Art muſsten aber verstummen, als der Nachweis gelang nicht nur, daſs die bei unversehrtem Rindengrau durch Tetanisierung der Hirnkonvexität hervorzurufenden Muskelverkürzungen sich durch bestimmte Merkmale von denjenigen unterschieden, welche man von der bloſsgelegten Marksubstanz aus zu erzielen imstande war, sondern daſs auch eine Anzahl von Mitteln, welche die Reizempfänglichkeit der unverletzten Hirnoberfläche sei es zu steigern sei es herabzustimmen vermochten, diesen

[1] Luciani, *Ctrbl. f. d. med. Wiss.* 1883. p. 897.

ihren Einflufs allein durch Erregbarkeitsänderungen der grauen Oberflächenschicht zuwege brächten.[1] Bezeichnen wir, um einen kürzeren Ausdruck zu gewinnen, die vor und nach Abtragung des Rindengraus durch Reizung der motorischen Hirnbezirke auszulösenden Muskelzuckungen die einen als Rinden- die andern als Markzuckungen, so können die in ersterer Beziehung ermittelten Verhältnisse dahin zusammengefafst werden, dafs der zwischen Moment der Reizung und Beginn der Muskelthätigkeit verfliefsende Zeitraum, d. i. die Reaktionszeit, im allgemeinen gröfser für die Rinden- als für die Markzuckungen ausfällt.[2] Es hat also wiederum das von HELMHOLTZ unsrer Versuchstechnik einverleibte zeitmessende Verfahren dazu gedient den Mechanismus eines nervösen Zentralorgans wenigstens in einem Punkte aufzuklären: Die Latenzperiode des Reizes ist beträchtlicher, wenn derselbe die unverletzte Gehirnoberfläche, als wenn er das entblöfste Gehirnmark trifft, die Einschaltung des Rindengraus verlangsamt also den nervösen Thätigkeitsvorgang, dieser empfängt also durch jenes ein bestimmtes Gepräge, mufs also innerhalb des Grau eigne von den Markfasern des Hirns unterschiedene Angriffspunkte finden. Legt dieses wichtige Ergebnis schon nahe den Erregungsanstofs zur Rindenzuckung von den Ganglienzellen des Oberflächengraus abzuleiten, so entfernt das oben zuzweit erwähnte Erregbarkeitsverhalten der gereizten Hirnrinde fast jeden Zweifel hieran. Hat man bei Hunden, welche im Morphiumschlafe liegen, eine bestimmte Stromstärke ermittelt, durch welche von einem bestimmten Abschnitt der Hirnkonvexität aus eine bestimmte Muskelgruppe in Thätigkeit gesetzt wird, so genügt auf gewissen nicht allzu hochgradigen Stufen der Betäubung ein sanftes Streicheln der jene Muskeln bedeckenden Haut, um den der Reizung unterworfenen Rindenbezirk schon gegen einen bedeutend schwächeren Strom empfindlich zu machen. Dieser Erregbarkeitszuwachs kommt aber nur der Rinden- nicht jedoch der Markzuckung zugute. Umgekehrt wiederum begegnen wir auch Zuständen von Erregbarkeitslähmung, welche die Auslösung nur von jener nicht jedoch diejenige von dieser beeinträchtigen. So gibt es gewisse Stadien der Morphium- und Chloralnarkose, in welchen das Rindengrau nicht mehr auf elektrische Reize reagiert, leicht dagegen die weifse Substanz, und ganz dasselbe Verhalten zeigt ferner nach den freilich mehrfach in Zweifel gezogenen Beobachtungen SOLTMANNS[3] das Hirn junger Tiere während der ersten Tage nach der Geburt. Alle diese Thatsachen setzen die selbständige Erregbarkeit der grauen Hirnrinde aufser Zweifel, die eine derselben, die Erregbarkeitsänderung des Rindengraus auf

---

[1] BUBNOFF u. HEIDENHAIN, PFLUEGERS *Arch.* 1881. p. 137.

[2] FRANÇOIS-FRANCK et PITRES, *Travaux du laboratoire de M. Marey.* Année 1878—79. Paris 1880. p. 441. — BUBNOFF u. HEIDENHAIN, PFLUEGERS *Arch.* 1881. p. 137.

[3] SOLTMANN, *Jahrb. f. Kinderhlk.* N. F. 1876. Bd. IX. p. 106. — Vgl. dagegen PANETH, PFLUEGERS *Arch.* 1885. Bd. XXXVII. p. 202.

dem Wege des Reflexes durch sanfte Reizung peripherer sensibler Nerven führt uns noch einen erheblichen Schritt weiter, indem sie nur die Deutung gestattet, daſs die erregbaren Gebilde des Oberflächengraus die Eigenschaften nervöser Zentralapparate besitzen müssen, allem Vermuten nach also Ganglienzellen sind. Denn welche andre Vorstellung könnte der ihnen eigentümlichen Doppelverbindung einesteils mit zentrifugalleitenden motorischen, anderenteils mit zentripetalleitenden sensibeln Nervenfasern vollkommen gerecht werden?

Eine wichtige Ergänzung der Reizversuche bildet die Beobachtung der Lähmungserscheinungen, welche nach Exstirpation der von Fritsch und Hitzig aufgefundenen motorischen Rindenbezirke hervortreten. Als festgestellt kann angesehen werden, daſs die lokalisierte Ausschneidung solcher Hirnpartien, deren elektrische Reizung Zuckungen bestimmter Muskelgruppen hervorbringt, dauernde oder mindestens längere Zeit anhaltende Gebrauchsstörungen eben dieser Muskeln bedingt. Entfernung der Rindenregion *e* (Fig. 184) beeinträchtigt somit den normalen Gebrauch der Extensoren des Vorderbeins bei Hunden, Entfernung der Region *h* denjenigen der Schenkelmuskulatur u. s. f. Wir haben folglich zu schlieſsen, daſs in jenen Regionen normalerweise Erregungen irgend welcher Art auf motorische Fasern übertragen werden, und es fragt sich weiter, ob wir imstande sind, die Natur dieser Erregungen zu definieren und uns damit einen tieferen Einblick in die funktionelle Bedeutung der exstirpierten Rindenpartien zu verschaffen. Von allen Wegen, auf denen man in der angedeuteten Richtung vorzudringen versucht hat, scheint uns der von H. Munk[1] eingeschlagene immer noch der Wahrheit am nächsten zu kommen. Schon vor ihm hatte zwar Schiff[2] bemerkt, daſs die Abtragung von Rindenpartien im Bereiche des *gyrus prae-* und *postfrontalis*, in Summa des *gyrus sigmoides* nach Ferrier, auſser Störungen der Motilität auch solche der Sensibilität in den entsprechenden Gliedmaſsen bewirkte, und ferner Hitzig[3] betont, daſs jene Verletzungen immer nur gewisse Klassen von Bewegungen, welche eine genaue Kenntnis der Lage des bewegten Körperteils zu dem Gesamtkörper und der äuſseren Umgebung erforderten, nicht aber die ebenfalls willkürlichen associierten Bewegungen des Gehens und Laufens aufhöben. Indessen bleibt es immerhin das Verdienst Munks, die vordere motorische Hirnzone, wie sie die Versuche von Fritsch und Hitzig kennen gelehrt hatten, ihrer wahren Bedeutung nach begriffen und als die Stätte nachgewiesen zu haben, in welcher die mannigfachen peripheren Erregungen der sensibeln Haut- und

---

[1] H. Munk, *Arch. f. Physiol.* 1878. p. 171; *Verhandl. d. physiol. Ges. zu Berlin.* Jahrgang 1878—79. No. 18 v. 4. Juli 1879. p. 125.

[2] M. Schiff, *Rivista sperim. di freniatria e di med. legale de Reggio-Emilia.* 1876. Heft 1—4, u. *Arch. f. experim. Pathol. u. Pharmakol.* 1874. Bd. III. p. 171.

[3] Hitzig, *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1870. p. 300, u. 1876. p. 692. — Vgl. auch Nothnagel *Arch. f. pathol. Anat.* 1873. Bd. LVII. p. 196.

Muskelnerven zu Wahrnehmungen, diese zu Bewegungsvorstellungen verarbeitet werden und als solche endlich den Wert motorischer Impulse erlangen. Der eigentliche Grund, weswegen nach Exstirpation bestimmter Rindenpartien des Vorderlappens eine Gebrauchsbeschränkung bestimmter Muskelgruppen eintritt, beruht nach MUNK also auf dem Umstande, daſs die von den Operationsfolgen betroffenen Körperteile ihrer psycho-sensibeln Endorgane im Gehirne beraubt worden sind und hierdurch derjenigen Innervationsimpulse beraubt werden, welche den nach vorbedachten Zwecken ausgeführten Bewegungen zu Grunde liegen. Der Hund, welchem z. B. der Bezirk *h* (Fig. 184) linkerseits entfernt worden ist, duldet darum ohne Widerstand jede noch so unbequeme Lagerung des rechten Hinterbeins, vorausgesetzt, daſs dadurch nicht etwa das Gleichgewicht des übrigen Körpers gestört oder daſs er durch den Gesichtssinn darauf aufmerksam gemacht wird, weil die Wahrnehmung der abnormen Lagerung durch die unterbrochene sensible Leitung verhindert ist. Demungeachtet kann er aber die Extremität in gewohnter Weise zum Laufen und Gehen benutzen, weil die motorische Leitung zwischen der Muskulatur und den Willenszentren, welche die koordinierten Bewegungen beider Körperhälften auslösen, unversehrt blieb. Weil aber gerade nur diejenigen Bewegungen, welche aus der Vorstellung eines bestimmten Zwecks hervorgegangen während ihres Bestehens dauernd mit dem Bewuſstsein derselben verknüpft bleiben, durch die Zerstörung der motorischen Rindenbezirke am empfindlichsten betroffen werden, so kann es nicht weiter auffallen, daſs Eingriffe der Art vor allem auch den angelernten Bewegungen abgerichteter Tiere[1] einen gewöhnlich vollständigen Untergang bereiten; und weil wiederum aus den klinischen Beobachtungen am Menschen[2] und den physiologischen am Affen[3] zu entnehmen ist, daſs oberflächliche durch pathologische Vorgänge oder durch Verwundungen im Bereiche der motorischen Hirnbezirke herbeigeführte Substanzverluste die willkürliche Muskelinnervation bei den die höchste Stufe der Tierreihe einnehmenden Wesen mit Einschluſs der Geh- und Laufbewegungen in viel ausgedehnterem und nachhaltigerem Grade schädigen als diejenige von Hunden und andrer tiefer stehenden Geschöpfe, so kann man sich der Annahme schwer entschlagen, daſs der Gebrauch der Gliedmaſsen beim Menschen und beim Affen ein mehr oder weniger, sei es durch Erziehung sei es durch Nachahmung, erlernter ist, während die Muskelinnervation der niedriger gearteten Tiere auf einem einfachen Reflexverhältnis zu den innerlichen Eindrücken, also in höherem Maſse auf einem präformierten Mechanismus der nervösen Einrichtungen beruht. Am wenigsten Schwierigkeiten würden hiernach die Folgen der Rindenreizung sowie diejenigen der Rindenlähmung dem Verständnis

[1] GOLTZ, PFLUEGERs *Arch.* 1876. Bd. XIII. p. 1 (31). 1877. Bd. XIV. p. 412 (436).
[2] S. EXNER, a. a. O.
[3] FERRIER, *Transact. of the internation. medic. Congress.* London 1881. Vol. I. p. 218.

bereiten, wenn wir der vorderen frontalen Hemisphärenrinde die Bedeutung eines sozusagen psychischen Reflexapparats zusprechen dürften, in welchem aus Tast-, Druck-, Muskelgefühlen zunächst Vorstellungen über die jeweilige Lage und den Zustand der Körperperipherie gebildet, außerdem aber mit diesen Vorstellungen in unmittelbarem Zusammenhange stehende Muskelbewegungen ausgelöst würden. Man könnte dann in der von Fritsch und Hitzig zuerst studierten Hirnregion sowohl einen Sammelplatz psychomotorischer Zentralapparate erblicken, als auch mit Munk ihr den Namen einer Gefühlssphäre zum Unterschiede von der Seh- und Hörsphäre auf dem Occipital- und Schläfenlappen beilegen (*O* und *A* Fig. 184), über deren Bedeutung wir früher (s. o. p. 108 u. 138) berichtet haben.

Und diese Auffassungsweise empfiehlt sich um so mehr, als sich derselben auch das seit lange aus klinischen Erfahrungen bekannte, merkwürdigerweise, wie es scheint, gewöhnlich nur in der *insula Reilii* der linken Hemisphärenoberfläche entwickelte Zentrum des Sprachgedächtnisses ungezwungen unterordnen läfst. Denn ähnlich wie die Bewegungsstörung nach Exstirpation der Fritsch-Hitzigschen Rindenbezirke aus dem Fortfall bestimmter Bewegungsvorstellungen erklärt werden kann, so ist die nach Verletzungen der linken *insula Reilii* eintretende Sprachlosigkeit nicht etwa durch eine direkte Lähmung der Artikulationsmuskeln, sondern dadurch bedingt, dafs die Wortvorstellungen verloren gegangen sind, welche wir gelernt haben mit bestimmten Sinneswahrnehmungen zu verknüpfen, daher eine Verständigung mit solchen Kranken auch nicht durch die Schrift zu erzielen.

Gewisse Folgeerscheinungen der Rindenreizung sowohl als auch der Rindenlähmung haben, abgesehen von ihrer Bedeutung für die physiologische Auffassung der grauen Rinde selbst, nebenher noch ein grofses Interesse für die Funktion weiter abgelegener Hirnteile und selbst des Rückenmarks. Über die motorischen Wirkungen der Rindenreizung ist bisher nur mitgeteilt worden, dafs sie gekreuzte sind, Reizung der rechten Hemisphäre also linksseitige, Reizung der linken rechtsseitige Muskelbewegungen auslöst. Ergänzend müssen wir jetzt hinzufügen, dafs aufserdem aber auch ungekreuzte Bewegungen auftreten können, wie sie bereits von Fritsch und Hitzig in ihrer ältesten Abhandlung beschrieben, jedoch erst von Levaschew unter Heidenhains Leitung näher untersucht worden sind. Hierbei hat sich denn überraschender Weise ergeben, dafs dieselben nicht etwa durch direkte Übertragung der Erregung von der gereizten Hirnhälfte auf die motorischen Zellen der entsprechenden Rückenmarkshälfte zustande kommen, sondern dafs letztere, nachdem die Erregung ihren regelmäfsigen Ablauf zu den motorischen Zellen der entgegengesetzten Rückenmarkshälfte genommen hat, erst von diesen aus auf der Bahn querer Verbindungen miterregt werden. Man sieht demgemäfs die ungekreuzten Bewegungen auch nach irgendwo oberhalb des Ursprungs der betreffenden Muskelnerven vorgenommenen Durchschneidung der entsprechenden Rückenmarkshälfte anhalten, dagegen zusammen mit den gekreuzten ausfallen, wenn man die gegenseitige Rückenmarkshälfte durchtrennt hat.[1] Die zweite hier zu

[1] Levaschew, Pfluegers *Arch.* 1885. Bd. XXXVI. p. 279.

berührende Angelegenheit bezieht sich auf das eigenartige Verhalten der nach Abtragung der motorischen Rindenfelder auftretenden Lähmungserscheinungen. Zahlreiche Beobachtungen haben gelehrt, dafs dieselben unmittelbar nach geschehener Operation in allen Fällen sehr ausgesprochen sind, nachträglich im Verlaufe der Wundheilung aber meist bis auf Spuren verschwinden, nur in wenigen Fällen bestehen bleiben. Je niedriger die psychische Entwickelung des Versuchstiers anzuschlagen ist, um so sicherer ist auf die Wiederkehr des anfänglichen Funktionsausfalls zu rechnen, und nur beim Menschen und beim Affen scheinen aus früher (p. 237) besprochenen Gründen die Bedingungen für eine solche zu fehlen. Um dieses namentlich bei Hunden mit grofser Sorgfalt verfolgte Wiedererwachen einer anfänglich aufgehobenen Funktionsfähigkeit zu erklären, sind mehrere Hypothesen aufgestellt worden. Man hat dasselbe aus der vikarierenden Thätigkeit benachbarter, der verletzten[1] Hemisphäre selbst angehöriger Rindenpartien abzuleiten versucht, aber man hat auch die Möglichkeit einer vikarierenden Thätigkeit entweder der entgegengesetzten Hemisphärenrinde oder andrer tiefer gelegener Hirnabschnitte, namentlich der grofsen Basalganglien, ins Auge gefafst.[2] Drittens hat man das Schwinden der ursprünglichen Lähmung auf das allmähliche Erlöschen eines hemmenden Einflusses zurückführen wollen.[3] Eine Kritik dieser verschiedenen Deutungsversuche verbietet sich bei dem rein hypothetischen Charakter derselben von selbst. Am wenigsten für sich hat unsers Erachtens der letzte, und zwar deshalb, weil bei künstlicher Reizung der motorischen Hirnbezirke im Bereiche der willkürlichen Muskulatur bisher immer nur Bewegungs-, niemals Hemmungswirkungen erzielt worden sind.

Darf nun aber auch auf Grund physiologischer Experimente das Oberflächengrau der grofsen Hemisphären als die Bildungsstätte der aus sensibeln Eindrücken aller Art hervorgehenden Sinneswahrnehmungen und Raumvorstellungen angesehen werden, und darf ferner auch nicht mehr bezweifelt werden, dafs dasselbe mindestens eine der psychischen Endstationen aller sensibeln und Sinnes- und ja vielleicht aller motorischen Nerven repräsentiert, so ist damit ersichtlicherweise doch nur ein Teil der Beziehungen aufgedeckt, welche die motorischen und sensibeln Leitungsbahnen des Rückenmarks mit den verschiedenen Abschnitten des Gesamthirns unterhalten. Ungewifs bleibt immer noch, wo die Zentren der eigentlichen Willensimpulse zu suchen sind, ferner, welche Verbindungen diese Zentren mit andern Zentralapparaten eingehen, wo und wie diese Kommunikation vor sich geht, ob und in welcher Art sensible Hirnfasern mit den Willenszentren zum Zweck reflektorischer Erregung der letzteren verknüpft sind; ja wir können nicht einmal etwas Sicheres über die Beschaffenheit der motorischen Leitungsbahn aussagen, welche ganz offenbar zwischen den motorischen Rindenbezirken des Grofshirns und den Ursprungszellen der motorischen Nerven in *medulla spinalis* und *oblongata* besteht. Möglich, dafs dieselbe von den Pyramidenfasern gebildet wird, welche FLECHSIG durch die Basis der Grofshirnstiele und die *capsula interna* bis zu

---

[1] HITZIG, *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1874 p. 263, 329; 1875. p. 428. — H. MUNK, a. a. O.
[2] Vgl. LUCIANI e TAMBURINI, a. a. O. p. 70 u. fg. — CARVILLE et DURET, *Arch. de physiol. norm. et pathol.* 1875. p. 352. — SOLTMANN, *Jahrb. f. Kinderheilk.* N. F. 1876. Bd. IX. p. 106 (131).
[3] GOLTZ, PFLUEGERS *Arch.* 1876. Bd. XIII. p. 1 u. 412, 1879. Bd. XX. p. 1. — Vgl. dagegen HITZIG, *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1876. p. 692.

der vorderen Wölbung der Hemisphären (s. o. p. 102) verfolgt hat, möglich also das Vorhandensein einer direkten motorischen Faserverbindung zwischen Rinden- und Markgrau. Solange aber die motorische Bedeutung der Pyramidenfasern selbst in Zweifel gezogen werden kann, solange mufs auch die ihnen hier vermutungsweise beigelegte Bestimmung als ungewifs bezeichnet werden, und solange fällt auch die Annahme einer mehrgliederigen Verbindungsbahn, bei welcher die aus dem Rindengrau der Hemisphären hinabsteigenden Nervenfasern noch mit anderweitigen Ganglienzellen (z. B. der Linsenkerne)[1] Verbindungen eingehen, ehe sie zu den motorischen des Markgraus gelangen, in den Bereich der Möglichkeiten.

Obwohl nun das experimentell gewonnene Material gegenwärtig zur Beantwortung keiner einzigen der eben präzisierten Fragen ausreicht, so ist es immerhin doch möglich, an der Hand einer sorgfältigen Kritik der Vivisektionsergebnisse und des pathologischen Beobachtungsmaterials hier und da diese und jene Gruppe motorischer und sensibler Leiter auf ihrem Wege im Gehirn zu erfassen. Freilich begegnet man dabei viel zweideutigen, zweifelhaften und streitigen Thatsachen und Deutungen, besonders im Gebiete der pathologischen Beobachtung. Im Gebiete des physiologischen Experiments sind es vornehmlich die unter dem nicht passend gewählten Namen „Zwangsbewegungen“ zusammengeworfenen Erscheinungen, welche in betreff der motorischen Bahnen uns einiges Licht geben. Es treten nämlich nach Exstirpation oder Verletzung gewisser Hirnteile teils eigentümlich koordinierte Bewegungen der Rumpf- und Extremitätenmuskeln anscheinend zwangsmäfsig ohne äufsere Veranlassung ein und setzen sich meist bis zur Erschöpfung der Tiere fort, teils führen die willkürlich unternommenen Lokomotionsversuche der Tiere zu abnormen eigentümlichen Bewegungsformen. Indessen wird kaum noch von irgend jemand bezweifelt, dafs auch die erste Klasse von Bewegungen nicht etwa einem durch die Verletzung mittelbar oder unmittelbar ausgelösten Reize entsprungen ist, welcher nach Art eines unwiderstehlichen Triebes auf das Benehmen der Tiere einwirkt, sondern ebenfalls durch normale Willens- oder Refleximpulse hervorgerufen wird, welche freilich infolge der Verletzung zu abnormem Ausdruck gelangen. Die Mehrzahl der sogenannten Zwangsbewegungen tritt auf einseitige Verletzung irgend eines bestimmten Gebildes einer Hirnhälfte ein, die daraus resultierende regelmäfsige Einseitigkeit der Bewegung läfst aber eine doppelte Deutung zu; entweder kann sie bedingt sein durch einseitige Konvulsionen gewisser Muskeln einer Körperhälfte, deren Motoren von der Verletzung getroffen worden sind, oder durch eine Lähmung gewisser Muskeln der andren Körperhälfte infolge der

---

[1] MEYNERT, STRICKERS *Hdbch. d. Lehre v. d. Geweben.* Leipzig 1871. p. 727. — NOTHNAGEL, *Arch. f. pathol. Anat.* 1874. Bd. LX. p. 129.

Verletzung ihrer Motoren und des dadurch den normal beweglichen Muskeln der gegenüberliegenden Seite notwendig erteilten Übergewichts. Mit der Entscheidung dieser Vorfrage, von deren richtiger Beantwortung der zu ziehende physiologische Schlufs allerdings in erster Reihe abhängt, ist es aber allein noch nicht gethan, es mufs weiter auch noch ermittelt werden, welche Muskelgruppen speziell es sind, deren konvulsivische Thätigkeit oder Lähmung der Bewegung den eigentümlichen Charakter aufprägt. Im allgemeinen lassen sich folgende Hauptformen der sogenannten Zwangsbewegungen unterscheiden: die sogenannte Reitbahnbewegung, bei welcher die Tiere, anstatt sich geradeaus fortzubewegen, beständig in kleineren oder gröfseren Kreisen, in deren Peripherie sich die Längsachse ihres Körpers befindet, herumlaufen. Eine andre Form ist die, bei welcher die Tiere ihren Vorderkörper im Kreise um einen festen Punkt, als welcher der Stützpunkt der einen oder der andren Hinterextremität dient, herumdrehen, wobei also die Längsachse des Körpers den Radius des Kreises bildet (Zeigerbewegung); in einer dritten Form rollen sich die Tiere um die Längsachse des Körpers (Rollbewegung). Ferner beobachtet man, dafs die Tiere nach gewissen Verletzungen sich nach vorn oder nach rückwärts überschlagen. Endlich hat Magendie als besondere Bewegungsform und als recht eigentliche Zwangsbewegung eine rastlose, bis zur Erschöpfung fortgesetzte Vorwärtsbewegung der Tiere aufgefafst, jedoch mit Unrecht, wie wir gleich sehen werden. Es liegt nun weit aufserhalb unsers Plans, alle Beobachtungen der verschiedensten Forscher[1] über Zwangsbewegungen aufzuzählen, zu sichten, die Widersprüche wenn möglich aufzuklären, die Deutungen zu kritisieren. Dies würde nur dann notwendig sein, wenn sich aus den bisher ermittelten Einzelheiten ein sicherer Schlufs von allgemeinerer Tragweite ableiten liefse. Solange dazu aber keine Aussicht besteht, empfiehlt es sich nur die hervorragendsten Daten in Kürze zu besprechen. Wir schicken voraus, dafs sämtliche Angaben sich zunächst auf Säugetiere beziehen; fast alle zu besprechenden eigentümlichen Bewegungsformen treten, und das ist für ihre Deutung von gröfster Wichtigkeit, eben nur bei Säugetieren, welche alle vier Extremitäten zu den Gangbewegungen verwenden, auf,

[1] Vgl. Flourens, *Recherch. sur les fonct. et les propr. du syst. nerv.* II. Aufl. Paris 1842; *Cpt. rend.* 1860. T. LII. p. 673. — Magendie, *Leçons sur les fonctions du syst. nerv. des anim. vertébr.* Paris 1839. T. I. — Serres, *Anat. compar. du cerveau* etc. Paris 1824. — Lafargue, *Essai sur la valeur des localisations encéphal. sensor. et locomot. proposées pour l'homme et les anim. supér.* Dissert. Paris 1838; *Arch. générales de médecine.* IIIe Sér. T. I. 1838. p. 265 u. 416. — Longet, *Anat. u. Physiol. d. Nervensyst.*, übers. v. Hein etc. Bd. I. — Valentin, *Lehrb. d. Physiol.* Bd. II. p. 452. — Schiff, *De vi motoria baseos encephali.* Bockenhemii 1845; *Arch. f. physiol. Heilk.* 1846. Bd. V. p. 667; *Lehrb. d. Physiol.* Lahr 1858—59. p. 299 u. 329. — Brown-Séquard, *Journ. de la physiol.* 1860. p. 720; *Gaz. hebdom.* 1861. p. 56. — Bernard, *Leçons sur la physiol. et la pathol. du syst. nerv.* T. I. p. 486. — Gratiolet et Leven, *Sur les mouvements de rotat.* etc. *Compt. rend* 1860. T. LI. p. 917. — Friedberg, *Über d. semiotische Bedeut. d. unwillk. Reitbahngunges.* Leipzig 1861. — Vulpian, *Gaz. méd.* 1862. p. 312. — Baudelot, *Compt. rend.* 1863. T. LVII. p. 949; *Journ. de l'anat. et de la physiol.* T. I. p. 199. — Nothnagel, *Arch. f. pathol. Anat.* 1873. Bd. LVII. p. 184, Bd. LVIII. p. 420. 1874. Bd. LX. p. 129, Bd. LVII. p. 201, 1876. Bd. LXVII. p. 415 u. LXVIII. p. 33.

und können nur bei diesen sich zeigen, weil eben die charakteristische Eigentümlichkeit durch ein irgendwie gestörtes Zusammenwirken der bei dem vierfüfsigen Gang thätigen verschiedenen Muskelgruppen der vier Extremitäten und der Wirbelsäule bedingt ist. Es kann eine Verletzung oder krankhafte Entartung der Hirnschenkel beim Menschen unmöglich Reitbahnbewegung, wie bei einem Kaninchen, veranlassen, auch wenn ganz dieselben motorischen Fasern, wie bei letzterem, betroffen, dieselben Muskelgruppen der vorderen (oberen) Extremitäten und der Wirbelsäule gelähmt wären, weil diese Muskeln beim aufrechten Gange des Menschen ganz unbeteiligt sind. Ebenso ist selbstverständlich jene zweite Art der Kreisbewegung, die Drehung des Vorderkörpers um einen Hinterfufs, beim Menschen rein unmöglich. Finden wir nun, dafs beim Menschen Verletzungen, welche beim Tier eine solche Bewegungsweise zur Folge haben, überhaupt keine Bewegungen ohne Zuthun des Willens veranlassen, so verliert die Annahme eines Bewegungszwangs bei den Tieren alle Wahrscheinlichkeit. Diejenigen Teile des Hirns, nach deren Verletzung oder Entfernung man die sogenannten Zwangsbewegungen hat eintreten sehen, sind die in der Medianebene desselben gelegenen Basalgebilde: Streifenhügel, Sehhügel, Vierhügel, Hirnschenkel, Brücke und verlängertes Mark.

Was zunächst die Streifenhügel betrifft, so hat MAGENDIE zuerst behauptet, dafs die operierten Tiere nach Verletzung oder Abtragung derselben von einem unwiderstehlichen Triebe vorwärts zu laufen befallen würden. Die Thatsache selbst, an deren Richtigkeit man seit den negativen Ergebnissen einer von LAFARGUE und von LONGET[1] unternommenen Nachprüfung zweifeln durfte, ist von SCHIFF und von NOTHNAGEL im wesentlichen bestätigt, von letzterem dahin erweitert worden, dafs erstens nur die Verletzung eines kleinen Bezirks im Streifenhügel die angedeutete Wirkung hat, und dafs zweitens die Verletzung keine doppelseitige zu sein braucht. Nach NOTHNAGEL befindet sich der fragliche Bezirk, welchen er als „Laufknoten“, *nodus cursorius*, bezeichnet, nahe dem freien Ventrikelrande des *corpus striatum* und etwa in der Mitte seiner Länge. SCHIFF und ebenso NOTHNAGEL überzeugten sich, dafs sich die Versuchstiere (Kaninchen) nach geschehenem Eingriff anfänglich ganz ruhig verhalten, nach einiger Zeit aber, wie SCHIFF meint, nur auf sensible Reizungen, nach NOTHNAGEL jedoch auch ohne jede wahrnehmbare äufsere Veranlassung, mit immer wachsender Hast vorwärts laufen, bis sie, durch ein Hindernis aufgehalten, vor demselben niederstürzen, oder bis Erschöpfung eintritt.

Ungeachtet der sonstigen Übereinstimmung, welche in der Hauptsache zwischen SCHIFFS und NOTHNAGELS Angaben besteht, sind doch auch wieder Differenzpunkte zu konstatieren, deren Beseitigung oder Erklärung wünschenswert

[1] LONGET, *Anat. u. Physiol. d. Nervensyst.*, übers. v. HEIN. Leipzig 1847. Bd. I. p. 421.

erscheint. Unter andrem behauptet SCHIFF, dafs bei gewaltsam zum Stillstand gebrachten Tieren wirkliche Muskelruhe eintritt, während NOTHNAGEL auch in diesem Falle die Bewegung der Extremitäten fortdauern läfst.[1] Aufserdem variieren auch die an verschiedenen Orten gegebenen Schilderungen SCHIFFS unter sich. In einer älteren Abhandlung wird ausdrücklich bemerkt, dafs die operierten Kaninchen ihren hastigen Lauf auch ohne jeden äufseren Reiz scheinbar spontan beginnen können, später in seinem Lehrbuch der Physiologie im Gegenteil wiederholt auf die unbedingte Abhängigkeit der ganzen Erscheinung von reflektorischen Erregungen hingewiesen.[2]

Die Erklärung der geschilderten Erscheinung ist nicht leicht und nur mit Vorbehalt zu geben. Da die Laufbewegung dem Eingriffe entschieden nicht unmittelbar folgt, wie MAGENDIE ursprünglich behauptete, sondern erst einige Zeit danach eintritt, so kann ihre Ursache wohl kaum in einem Triebe, d. h. einer unausgesetzten Reihe von Bewegungsimpulsen gesucht werden, mag man nun die Ursprungsstätte dieses Triebes in einen andern Hirnteil (MAGENDIE) oder in den durch den operativen Eingriff gereizten Streifenhügel selbst verlegen (NOTHNAGEL). Aus dem gleichen Grunde ist auch nicht LAFARGUE beizupflichten, wenn derselbe behauptet, dafs es sich lediglich um Fluchtbewegungen eines tötlich erschreckten Tiers handle. Dagegen liefse sich die eigentümliche Stetigkeit des Laufs der operierten Tiere ohne Schwierigkeit aus dem Fortfall sonst vorhandener Hemmungswirkungen begreifen.[3] Man hätte sich in diesem Falle vorzustellen, dafs die koordinierte Laufbewegung durch einen besonderen etwa im Pons gelegenen Ganglienapparat ausgelöst wird, welcher, durch Willensimpulse oder auf reflektorischem Wege einmal in Thätigkeit versetzt, gerade so gleichmäfsig wie derjenige des Herzens oder der Inspirationsmuskulatur fortarbeitet, und nur von andern Nervenbahnen her, welche entweder im Streifenhügel entspringen oder denselben doch mindestens durchsetzen, sei es willkürlich sei es reflektorisch zur Ruhe gebracht werden kann. Begreiflicherweise müfste dann die ein- oder beiderseitige Durchschneidung des letzteren Folgeerscheinungen der beschriebenen Art nach sich ziehen; wir wiederholen indessen, dafs hiermit keineswegs ein endgiltiges Urteil über die motorische Bedeutung der Streifenhügel gefällt werden soll und, wie hinzugefügt werden mufs, ebensowenig über ihre mögliche Beziehung zu andern physiologischen Funktionen. Besondere Beachtung verdienen in letzterer Hinsicht jedenfalls die Angaben,[4] nach welchen Verletzungen und Reizungen der *corpora striata* und ihrer Umgebung die Körpertemperatur durch Steigerung der Wärmeproduktion um mehrere Grade emportreiben können.

[1] Vgl. NOTHNAGEL, *Arch. f. path. Anat.* 1873. Bd. LVII. p. 213. — SCHIFF, *Lehrb. d. Physiol.* Lahr 1858—59. p. 339 u. fg.

[2] Vgl. SCHIFF, *De vi motoria baseos encephali.* Bockenhemii 1845, u. *Lehrb. d. Physiol.* Lahr 1858—59 a. a. O.

[3] Vgl. SCHIFF, *Lehrb. d. Physiol.* Lahr 1858—59, u. NOTHNAGEL, *Arch. f. pathol. Anat.* 1874 Bd. LX. p. 129.

[4] ISAAC OTT, *Americ. Journ. of nervous diseases.* April 1884, *Ctrbl. f. d. med. Wiss.* 1885. p. 755. 1886. p. 144. — CH. RICHET, PFLUEGERS *Arch.* 1885. Bd. XXXVII. p. 624. — ARONSOHN u. SACHS, ebenda. p. 232 u. 625.

Verletzung eines Sehhügels oder eines Groſshirnschenkels veranlaſst, wie zuerst LONGET und MAGENDIE beobachtet haben, die sogenannte Reitbahnbewegung, deren Modus wir oben geschildert haben. Über die Richtung, in welcher die Drehung erfolgt, lauteten die Angaben verschieden. LONGET hatte Drehung nach der Seite der verletzten Gehirnhälfte, also Kreisbewegung nach rechts nach Durchschneidung des linken Sehhügels oder Hirnschenkels, MAGENDIE dagegen Drehung nach der Seite der Verletzung beobachtet. SCHIFF klärte diese Differenz auf, indem er nachwies, daſs die Richtung der Drehung sich umkehrt, je nachdem die Verletzung im vorderen oder im hinteren Teil der fraglichen Gebilde angebracht wird, und zwar daſs bei Verletzung des vorderen Teils der Sehhügel Drehung nach der verletzten, bei Verletzung des hinteren Teils der Sehhügel oder der Hirnschenkel nach der gesunden Seite eintritt.

BROWN-SÉQUARD will auf Verletzung der hintersten Partie eines Hirnschenkels wiederum Drehung nach der Seite der Verletzung beobachtet haben, SCHIFF dagegen sah auch in diesem Fall Drehung nach der gesunden Seite; jedoch erhielt die Manègebewegung bei Durchschneidung des äuſseren hintersten Teils eines Hirnschenkels (infolge einer Mitleidenschaft einer Brückenhälfte) insofern eine abweichende Form, als die Längsachse der Tiere sich nicht mehr in die Peripherie, sondern in die Richtung des Radius der beschriebenen Kreise einstellte, das Tier also „traversierte“. VULPIAN und PHILIPPEAUX sahen bei Froschlarven und Fischen nach einseitiger Verletzung der Sehhügel Rotationen um die Längsachse des Körpers, und zwar nach der Seite der Verletzung, gewöhnlich neben der Manègebewegung auftreten; BAUDELOT bestätigte diese Beobachtung.

Gehen wir nun an die Erklärung des Mechanismus dieser eigentümlichen Bewegungen und ihres ursächlichen Zusammenhangs mit der Verletzung der Sehhügel und Hirnschenkel, so ist zunächst zu betonen, daſs auch auf diese Reitbahnbewegung die Bezeichnung Zwangsbewegung nicht paſst, und alle Erklärungen, welche sie als Folge zwangsmäſsiger konvulsivischer Muskelthätigkeit darzustellen suchen, nicht haltbar sind. Die Annahme eines Zwangs wird schlagend widerlegt durch das von SCHIFF als ausnahmslos beschriebene Faktum, daſs die operierten Tiere ohne äuſsere Anregung so ruhig sich verhalten, wie unversehrte und nur, wenn sie aus irgend einem Grunde eine willkürliche Ortsbewegung beabsichtigen, dieselbe in Form der Reitbahnbewegung ausführen. Fällt somit der vermeintliche Zwang weg, so ist auch der Erklärung der Bewegungen aus einseitigen Konvulsionen jeder Boden entzogen.

Völlig unhaltbar ist die Theorie, durch welche BROWN-SÉQUARD gewissermaſsen die Bewegungen aus einseitigen Konvulsionen und aus einseitigen Lähmungen zugleich zu erklären versucht hat. Er meint, daſs die Reitbahnbewegung und alle einseitigen Zwangsbewegungen überhaupt dadurch entstehen, daſs die Verletzung die Motoren gewisser Muskeln der einen Körperhälfte in konvulsivische Thätigkeit versetzt, dieselben Motoren der andren Körperhälfte aber lähmt, und schlieſst daraus weiter, daſs es zwei Arten motorischer Fasern gebe, welche in gewissen Hirnteilen von derselben Stelle entspringen. Die

eine Art bilden nach ihm die willkürlichen motorischen Fasern, die andern sollen unwillkürliche motorische sein; erstere sollen durch die Verletzung gelähmt, letztere erregt werden, erstere sich kreuzen, letztere auf der Seite bleiben, auf welcher sie entspringen. Diese gezwungene Hypothese, die ganz in der Luft stehende Fiktion von zwei Arten motorischer Fasern, ist durch die Erscheinungen selbst nicht im mindesten motiviert. Sehr leicht und ungezwungen erklärt sich dagegen mit SCHIFF die Reitbahn nach einseitiger Verletzung der Groſshirnstiele oder der Sehhügel aus den einseitigen Muskellähmungen, welche nicht nur durch die Durchschneidung der ersteren (s. o. p. 229), sondern auch durch diejenige der letzteren bedingt werden. Denn offenbar ist von keinem Tiere eine geradlinige Vorwärtsbewegung mehr zu erwarten, wenn das dazu erforderliche gleichstarke Zusammenwirken seiner links und rechts zur Körperachse verteilten paarigen Muskelgruppen durch halbseitige partielle oder totale Lähmung unmöglich gemacht worden ist. Je nach dem Grade und dem Orte der Lähmung wird sich vielmehr der willkürlich in Bewegung gesetzte Tierkörper, sei es wie der Uhrzeiger am Zifferblatt oder wie ein Pferd in der Reitbahn im Kreise drehen müssen, nach Art eines Botes, dessen symmetrisch angebrachte Ruder auf der einen Seite entweder schwächer als auf der andren oder gar nicht bemannt sind. Begreiflich ist ferner auch, daſs, wie SCHIFF und nach ihm AFANASIEFF[1] beobachtete, die Tiere die Manègebewegung vermeiden und geradeaus gehen lernen, indem sie sich mit der Seite, nach welcher die Abweichung von der geradlinigen Bewegung gerichtet ist, gegen eine Wand lehnen. Und endlich spricht sehr entschieden zu gunsten der SCHIFF'schen Auffassung die auch von AFANASIEFF beobachtete Thatsache, daſs im Momente der Durchschneidung der Hirnstiele beziehungsweise Sehhügel infolge der Reizung der durchschnittenen motorischen Nerven Deviationen der Körperachse auftreten, welche im geraden Gegensatz zu den später folgenden stehen. Es sind hiernach also die *Thalami optici* mindestens als Durchgangsstationen willkürlicher motorischer Nervenfasern anzusehen, wie wir dies schon früher für die *pedunculi cerebri* festgestellt haben. Möglicherweise kommt ihnen sogar die Bedeutung einer zentralen Vereinigungsstätte dieser Fasern zu, sicher ergibt sich aus der mit dem Orte des Eingriffs schwankenden Beschaffenheit der Durchschneidungsfolgen, daſs die für die willkürlichen Muskeln des Rumpfs und der Extremitäten bestimmten Nervenbahnen in den *Thalami optici* nicht in Form kompakter Stränge, sondern mehr zerstreut verlaufen müssen.

So einleuchtend das Prinzip der SCHIFF'schen Erklärung ist, und so wenig an der Richtigkeit desselben im allgemeinen gezweifelt werden kann, so schwierig ist seine Durchführung im einzelnen. Die Annahme wiederholter

[1] AFANASIEFF, *Wiener med. Wochenschrift.* 1870. No. 9—12.

Kreuzungen motorischer Nervenbündel zwischen *medulla oblongata* und Sehhügeln, welche mit demselben nach den Untersuchungen SCHIFFS notwendig verknüpft scheint, hat sehr viel Mifsliches, und dazu kommt noch, dafs die Angaben der verschiedenen auf diesem Gebiete thätig gewesenen Forscher erheblich voneinander differieren[1], die operativen Versuchsmethoden aber, wenn auch durch R. HEIDENHAIN, NOTHNAGEL und FOURNIÉ[2] vervollkommnet, doch in bezug auf die Lokalisation des Eingriffs noch viel zu wünschen übrig lassen. Dieser oder jener Angabe den Vorzug einzuräumen, wäre daher ganz unberechtigt, solange eine genaue Kontrolle der in jedem einzelnen Experimente ausgeführten Zerstörung mittels des Mikroskopes fehlt. Um indessen durch ein Beispiel die Komplikation der von SCHIFF gezogenen Schlüsse über die Verteilung der motorischen Bahnen in Grofshirnstielen und Sehhügeln zu erläutern, möge hier auf seine Auffassung etwas näher eingegangen werden. SCHIFF sah nach Verletzung eines Hirnschenkels zweierlei Bewegungen gestört. Erstens bog sich Kopf und Hals bei jedem willkürlichen Versuch der Tiere den Kopf in gewohnter Weise gerade emporzuheben nach der gesunden Seite, angenommen also der linke Hirnschenkel sei verletzt gewesen, nach rechts; zweitens wichen beide Vorderfüfse, wenn dieselben zu einer normalen Gangbewegung benutzt werden sollten, nach der operierten Seite ab, der linke also nach aufsen, der rechte nach innen. Hieraus schliefst SCHIFF, dafs der linke Hirnschenkel an der verletzten Stelle die motorischen Bahnen enthält, durch welche vom Gehirn aus die willkürliche Bewegung der Halswirbelsäule nach links, die willkürliche Abduktion des rechten und die Abduktion des linken Vorderfufses vermittelt werden. Den Bahnen, welche der willkürlichen seitlichen Beugung der Wirbelsäule vorstehen, sind wir bereits im verlängerten Mark begegnet, und sahen, dafs SCHIFF aus seinen Versuchen eine Kreuzung und spätere Rückkreuzung derselben im verlängerten Mark folgert, woraus sich erklären würde, dafs sie im Hirnschenkel sich wieder auf der entsprechenden Seite befinden. Ebenso steht die angenommene Verletzung der Motoren für die Abduktoren der rechten Extremität im linken Hirnschenkel mit SCHIFFS Annahme, dafs in der *medulla oblongata* diese Fasern bereits zur andren Seite übertreten, in Einklang. Allein eine wunderbare Thatsache bleibt dann die, dafs bei Verletzung der vorderen Teile des Sehhügels die entgegengesetzte Drehung eintritt; SCHIFF mufs, um diese zu erklären, eine abermalige Kreuzung der betreffenden Fasern annehmen, so dafs also die Motoren der Halswirbelsäule, indem sie aus dem Hirnschenkel der einen Seite in den Sehhügel der andren übergingen, zum dritten Male die Medianebene überschritten, eine Annahme, deren anatomische Unwahrscheinlichkeit von SCHIFF durchaus nicht beseitigt ist.

Dafs beim Menschen von einer Manègebewegung bei Verletzung oder Entartung der Hirnschenkel und Sehhügel nicht die Rede sein kann, wurde schon angedeutet; es sprechen aber auch die vorliegenden pathologischen Beobachtungen gegen eine solche partielle Lähmung gewisser Muskelgruppen beider Arme beim Menschen, wie sie SCHIFF bei Tieren beobachtet. SCHIFF selbst gibt zu, dafs beim Menschen in den Hirnschenkeln die Kreuzung der motorischen Fasern bereits ganz vollendet sei, so dafs Verletzung derselben nur Hemiplegie in Muskeln der gegenüberliegenden Seite erzeugt.

Wenden wir uns zu der Brücke und den mittleren Kleinhirnschenkeln *(pedunculi cerebelli ad pontem)*, so begegnen wir wieder eigentümlichen, nach Erscheinungsweise und Bedeutung streitigen Zwangsbewegungen. Die Brücke stellt, wie die Anatomie lehrt, das Durchtrittsorgan für diejenigen vom Rückenmark

[1] Vgl. SCHIFF, AFANASIEFF u. NOTHNAGEL a. a. O.

[2] Vgl. NOTHNAGEL, *Arch. f. pathol. Anat.* 1873. Bd. LVII. p. 187, u. *Ctrbl. f. d. med. w.* 1872. No. 45. — FOURNIÉ, *Recherches expérimentales sur le fonctionnement du cerveau.* Paris 1873.

aufsteigenden Fasern dar, denen wir höher oben in Hirnstielen, Seh- und Streifenhügeln wiederbegegnet sind. Es fragt sich aber, ob sie nicht vielleicht nächstes Endorgan für einen Teil der motorischen oder sensibeln Bahnen ist, während anderseits ihre Querfasern, welche in das kleine Gehirn führen, auf einen Zusammenhang der in ihr enthaltenen Bahnen oder auch ihrer Zentralherde mit letzterem Organ augenscheinlich hinweisen. SCHIFF hat versucht, die Längsfasern der Brücke allein ohne Mitverletzung der Querfasern zu durchschneiden, indem er einen halbseitigen Querschnitt in ihrem vordersten Teil vor dem Ursprung des Trigeminus anlegte. Er beobachtete genau dieselben Lähmungserscheinungen wie nach Durchschneidung des Hirnschenkels derselben Seite, dazu aber ein wichtiges neues Symptom, vollständige Aufhebung der willkürlichen Bewegung im Hinterfuſs der gegenüberliegenden Seite. Die Folge dieser hinzugekommenen Lähmung war, daſs die Manègebewegung, welche bei der mangelnden Mitwirkung eines Hinterfuſses unmöglich war, sich in eine Kreisdrehung um den gelähmten Fuſs als Zentrum mit der Längsachse des Körpers als Radius verwandelte. SCHIFF hält für wahrscheinlich, „daſs im Pons sich alle Bewegungsnerven des Hinterfuſses mit den cerebralen Enden der Apparate für die Vor- und Rückwärtsbewegung der Vorderfüſse und für die Seitenmuskeln des Körpers (auſser den rein respiratorischen) vereinigen." Auch dieser an sich übrigens nicht völlig klare Satz dürfte nicht ohne weiteres auf den Menschen übertragen werden, schon darum nicht, weil beim Menschen vollständige Lähmung der Hinterextremitäten auch auf Entartung vor der Brücke gelegener Gebilde, z. B. der Sehhügel (nach ANDRAL unter 75 Fällen 40 mal), sich zeigt.

Verletzung der Querfasern der Brücke einer Seite oder eines mittleren Kleinhirnschenkels veranlaſst, wie SERRES zuerst an einem Menschen, MAGENDIE, FLOURENS, LAFARGUE, LONGET, BROWN-SÉQUARD, SCHIFF und BERNARD an Tieren beobachteten, Rollbewegung um die Längsachse des Körpers. Dagegen gibt CURSCHMANN[1] an, nach Verletzung der mittleren Kleinhirnschenkel bei Kaninchen, Hunden und Pferden niemals Rollbewegungen wahrgenommen zu haben. Letztere erfolgten vielmehr nur auf Läsionen der Kleinhirnhemisphären, der Seitenteile des Pons und des *tuberculum acusticum*. Durchtrennung der mittleren Kleinhirnschenkel bewirkte nur Hinfallen der Tiere auf die verletzte Seite und Verharren in dieser Lage, sogenannte Seitenzwangslage. Auch hier hat man über die Richtung der Bewegung gestritten, MAGENDIE, SCHIFF und CURSCHMANN beobachteten Rollung nach der

[1] CURSCHMANN, *Deutsch. Arch. f. klin. Med.* 1873. Bd. XII. p. 356, u. *Beitr. z. Physiol. d. Kleinhirnschenkel.* Dissert. Giessen 1868. p. 30.

Seite der Verletzung, SERRES, LONGET, LAFARGUE und BROWN-SÉQUARD dagegen nach der gesunden Seite. SCHIFF hat auch diesen Widerspruch aufzuklären gesucht, indem er fand, daſs der Erfolg nach der Stelle der Durchschneidung wechselt, bei Verletzung der Kleinhirnschenkel selbst stets die Rollung nach der Seite der Verletzung, bei Durchschneidung eines Kleinhirnlappens dagegen nach der gesunden Seite stattfindet. BERNARD glaubt eine andre Lösung gefunden zu haben; nach ihm soll Durchschneidung des vorderen Abschnitts der Kleinhirnschenkel eine entgegengesetzte Richtung der Rollung wie Durchschneidung des hinteren Abschnitts bedingen. GRATIOLET und LEVEN[1] behaupten wieder, daſs Verletzung eines Seitenlappens des kleinen Gehirns Drehungen nach der Seite der Verletzung sofort nach der Operation und später bei jedem willkürlichen Lokomotionsbestreben hervorrufe. Einige Tage nach der Operation hörten jedoch die Drehbewegungen auf, während sich längere Zeit eine eigentümliche Deviation der Augen erhielte. Ebenso streitig ist die Erklärung der Thatsache. Zunächst ist zu bemerken, daſs auch hier von einer wirklichen Zwangsbewegung keine Rede ist, wie MAGENDIE meinte. LAFARGUE glaubte die Drehung (nach der unverletzten Seite) aus einer Lähmung der Extremitäten auf dieser Seite erklären zu können, das Tier falle infolge dieser Lähmung auf diese Seite und drehe sich mittels Abstoſsung durch die beiden gegenüberliegenden Extremitäten um seine Achse herum. SCHIFF zeigte, daſs diese Erklärung, abgesehen davon, daſs sie auf den Menschen nicht anwendbar ist, falsch sein müsse, weil eine Lähmung der Extremitäten gar nicht bestehe. Er selbst erklärt dagegen die Erscheinung aus einer einseitigen Lähmung der Rotatoren der Wirbelsäule auf der linken Seite, wenn die Drehung nach rechts stattfindet, und umgekehrt. Er beobachtete in jeder Lage der operierten Tiere eine von der Lendengegend nach der Halsgegend zunehmende Verdrehung der Wirbelsäule um ihre eigne Achse, welche sich bei jedem Bestreben, die Wirbelsäule durch Anstrengung der beiderseitigen Muskeln zu fixieren, einstellte, und sucht aus dieser die Rollung als mechanisch notwendiges Resultat der Lokomotionsbestrebungen abzuleiten. Waren beide Schenkel durchschnitten, so konnten die Tiere zwar gehen, aber der Gang war infolge der eingetretenen Unmöglichkeit, die Wirbelsäule zu fixieren, unsicher und schwankend. Da nun nach ihm die Richtung der Rollung sich umkehrt, je nachdem man die Kleinhirnschenkel selbst oder die Kleinhirnlappen verletzt, so ergibt sich für SCHIFF wiederum eine sehr klomplizierte Folgerung für das Kreuzungsverhalten der betreffenden motorischen Bahnen. Da er die Rollung nach der Seite der Verletzung bei Durchschneidung der Gehirnschenkel aus einer Lähmung der gegenüberliegenden Rotatoren erklärt,

[1] GRATIOLET et LEVEN, *L'Institut.* 1860. T. XXVIII. I[re]. Sect. p. 411.

so mufs er notwendig eine Kreuzung der betreffenden Fasern vor dem Eintritt in die Kleinhirnschenkel annehmen; da sich aber die Richtung, mithin die Seite der Lähmung, bei Durchschneidung der Kleinhirnlappen umkehrt, mufs nach ihm zwischen den Fasern der Kleinhirnlappen und Kleinhirnschenkel eine Kreuzung, also eine Rückkreuzung, stattfinden. Auch diese komplizierte physiologische Schlufsfolgerung entbehrt aller anatomischen Wahrscheinlichkeit. GRATIOLET und LEVEN suchen nachzuweisen, dafs die Drehbewegungen nach Verletzung der Kleinhirnlappen nur Folge einer mangelhaften Beurteilung der Richtung sind, welche durch die Deviation der Augen bedingt ist. Wir kommen auf die Beziehungen des kleinen Gehirns zu den Lokomotionsbewegungen und auf anderweite Deutungen der Störungen letzterer zurück, wollen jedoch nicht unterlassen, an dieser Stelle die früher (s. o. p. 138) besprochenen ähnlich gearteten Zwangsbewegungen in Erinnerung zu bringen, welche zuerst von FLOURENS nach Durchschneidung der häutigen Bogengänge des Ohrlabyrinths beobachtet wurden und auf eine nahe Beziehung gewisser Fasern des Acusticus zum Cerebellum hindeuten.

FLOURENS gab an, auch bei einseitiger Verletzung der Vierhügel Zwangsbewegungen, und zwar Drehung um die Körperlängsachse, bei Tauben nach der Seite der Verletzung, bei Fröschen nach der gesunden Seite beobachtet zu haben. Wie indessen zuerst von LONGET nachgewiesen worden ist, haben die Vierhügel gar keinen direkten Einflufs auf die Bewegungen der vom Rückenmark aus versorgten Muskeln; jene Beobachtungen von FLOURENS erklären sich teils aus unbeabsichtigten Mitverletzungen der Grofshirnschenkel, teils aus der gleichzeitig vorhandenen Durchtrennung der zu den Vierhügeln ziehenden Opticusfasern (s. o. p. 112) und der infolge davon eintretenden Erblindung der Tiere. Wenigstens will LONGET auch nach Blendung eines Auges bei Tauben Drehbewegungen nach der Seite des gesunden Auges gesehen haben. Dafs die Richtung derselben laut den Mitteilungen von FLOURENS bei Fröschen stets die entgegengesetzte wie bei Tauben ist, soll daher kommen, dafs bei Vögeln der Einflufs der Vierhügel auf das Sehvermögen ein gekreuzter, bei Fröschen dagegen nach DESMOULINS ein ungekreuzter ist.

Das sind die dürftigen zum teil noch zweifelhaften Thatsachen, welche sich in betreff des Verlaufs einzelner motorischer Nervenfasergruppen durch die verschiedenen Hirngebilde aus der Analyse der sogenannten Zwangsbewegungen ergeben. Über das Verhalten der sensibeln Nervenbahnen im Mittel- und Hinterhirn liegen überhaupt keine abschliefsenden Beobachtungen vor. Nur mit einiger Wahrscheinlichkeit läfst sich annehmen, dafs die sensibeln Leitungsbahnen zwischen Peripherie und Hirnrinde das Tegmentum der Grofshirnstiele und die *Thalami optici* passieren[1].

---

[1] Vgl. FERRIER, *Die Functionen des Gehirns*, aus dem Englischen übers. von OBERSTEINER. Braunschweig 1879. p. 271.

§ 142.

Spezielle Leistungen einzelner Hirnteile. Die anatomische Gliederung des Gehirns in ihrer physiologischen Bedeutung zu begreifen, ist ein Wunsch, dessen Erfüllung erst von einer späteren Zukunft zu erhoffen ist. Was die Forschung in dieser Richtung bisher zu tage gefördert hat, trägt einen durchaus fragmentarischen Charakter und läfst sich zu weitertragenden Schlüssen über die wechselseitigen Beziehungen der verschiedenen Hirnabschnitte nicht verwerten. Was wir bieten können, wird sich mithin notgedrungen auf eine blofse Aufzählung einigermafsen sichergestellter Thatsachen, soweit solche nicht schon früher Berücksichtigung gefunden haben, und auf die Mitteilung solcher Vermutungen beschränken müssen, denen wenigstens ein mehr oder minder hoher Grad von Wahrscheinlichkeit zuzusprechen sein dürfte.

Funktion der Hemisphären des grofsen Gehirns. Die Hemisphären des grofsen Hirns sind die Organe der höheren Seelenthätigkeiten. Die Vermögen der Seele Vorstellungen und Urteile zu bilden, das Gedächtnis, finden in den Apparaten der grauen Hemsiphärensubstanz ihre materiellen Werkzeuge. Vorgänge in diesen Apparaten sind es, welche die physischen Bedingungen der kontinuierlichen Gedankenkette bilden; eben diese Apparate sind die Herde der Leidenschaften[1]. Die Frage, ob in ihnen auch der Sitz des Empfindungs- und Willensvermögens zu suchen sei, haben wir schon oben erörtert, ohne zu sicherer Entscheidung kommen zu können. Wahrscheinlich liegen die nächsten Zentralapparate der motorischen und sensibeln Nerven in den grauen Kernen der Mittelgebilde des Hirns, und stehen nur mittelbar mit der grauen Rindensubstanz des grofsen Hirns in Verbindung. Vielleicht dürfen wir voraussetzen, dafs der Gedanke, welcher eine Willensäufserung erweckt, in der Hemisphäre entsteht, und von hier aus durch Kommunikationsbahnen auf jene Endapparate der motorischen Nerven wirkt, durch deren Thätigkeit sodann der Wille die Nerven erregt. Anderseits löst die Erregung einer sensiblen Faser vielleicht zunächst in den Elementen der Basalganglien einen Empfindungsprozefs aus, und von hier aus geht ein weiterer Leitungsprozefs zu den Elementen der Hemisphärenrinde, um hier eine Vorstellung, welche an die Empfindung sich knüpft, zu erzeugen. HENLE[2] hat früher die einfache Empfindung und das Bewufstwerden der Empfindung als zwei verschiedene, zeitlich trennbare Vorgänge darzustellen gesucht, und für beide verschiedene Organe angenommen. Das Empfinden soll die spezifische Thätigkeit der sensiblen Nervenfaser selbst, das Bewufstwerden der Empfindung eine Aktion des

[1] Vgl. GOLTZ, PFLUEGERS *Arch.* 1882. Bd. XXVIII. p. 579.
[2] HENLE, *Allgemeine Anatomie.* Leipzig 1841. p. 717.

Hirns sein. So gefaſst ist die Ansicht keinesfalls richtig. Die Nervenfaser selbst, als einfacher Leiter, ist nicht Empfindungsapparat, ihre Thätigkeit im Erregungszustand ebensowenig ein Empfindungsprozeſs, als der den elektrischen Strom leitende Kupferdraht ein Telegraph, der Strom in ihm die telegraphische Zeichensprache. Allein, wenn Empfindung und Bewuſstwerden der Empfindung wirklich nicht identisch sind, so wäre vielleicht die Entstehung der Empfindung in die nächsten Endapparate der sensibeln Fasern zu verlegen, von denen sie sekundär den Hemisphären zur Einführung ins Bewuſstsein übergeben würde. Es ist aber sehr fraglich, ob wir berechtigt sind, Empfindung und Bewuſstsein derselben auseinanderzuhalten; wir kennen kein Empfinden ohne Bewuſstsein, die Empfindung kommt eben nur dadurch, daſs wir uns derselben bewuſst werden, zur Erscheinung. Die weitere Erörterung dieses Punkts führt zu äuſserst diffizilen Fragen, für welche die Physiologie keinen Schlüssel hat. Henle führt zu gunsten jener Sonderung an, daſs wir z. B. einen Ton bei seiner Entstehung überhören, uns aber später bewuſst werden, ihn gehört zu haben. Die Thatsache steht fest, aber nicht die Deutung. Durch eine eigentümliche, ihrem Wesen nach aber gänzlich unbekannte Anstrengung der Seele, die wir Aufmerksamkeit nennen, sind wir imstande, die Empfänglichkeit der Seele für einzelne Empfindungsvorgänge zu erhöhen, so daſs unter tausend gleichzeitigen Erregungen sensibler Fasern von verschiedener Leistungsfähigkeit doch nur das Resultat der Erregung einer oder weniger derselben klar und bestimmt vor das Bewuſstsein tritt, die Thätigkeit aller übrigen der Seele entgeht. Während gleichzeitig zahlreiche Tastnerven durch Druck oder Wärme, Hörnerven durch Schallwellen, Sehnerven durch Lichtwellen erregt sind, können wir durch die Lenkung der Aufmerksamkeit bewirken, daſs nur ein einziger Sinnesnerv, ja von diesem wiederum nur eine einzige der gleichzeitig erregten Fasern ihre Erregung in eine deutlich bewuſste Empfindung umsetzt. Wie ist dies zu erklären? Daſs die übrigen gleichzeitig erregten sensibeln Fasern auf ihre zentralen Empfindungsapparate nicht einwirkten, können wir unmöglich annehmen; daſs diese Apparate bei Mangel jener Thätigkeit, die wir Aufmerksamkeit nennen, für die ankommende Erregung nicht empfänglich sind, und daher keinen Empfindungsprozeſs zustande bringen, können wir nicht beweisen, und wäre es der Fall, so wäre ein weiteres unlösbares Problem zu ergründen, worin die Aufmerksamkeit besteht, und auf welche Weise sie direkt befördernd, indirekt hemmend, auf die Thätigkeit der Empfindungsapparate wirkt. Oder sollen wir mit Henle annehmen, daſs zwar Empfindungen in normaler gesetzmäſsiger Weise durch alle die gleichzeitig erregten sensibeln Fasern erzeugt, nur diejenigen aber, welche die Aufmerksamkeit auserwählt, zu bewuſsten gemacht werden? Eine physiologische Anschauung hierüber zu bilden, und überhaupt zu erklären, was Aufmerksamkeit

ist und wie sie sich zu den Aktionen der Empfindungsorgane verhält, ist noch eine Unmöglichkeit.

Beweise für die Bedeutung des grofsen Hirns als Organ der höheren Seelenthätigkeiten werden durch alle uns zu Gebote stehenden Forschungsmittel geliefert. Die vergleichende Anatomie zeigt uns eine vollständige Proportionalität zwischen dem Ausbildungsgrad der Hemisphären und dem Grade der vorhandenen geistigen Fähigkeiten bei verschiedenen Tieren. Während bei den Fischen bekanntlich vielfach gestritten worden ist, ob einer der Hirnteile und welcher als Analogon der Grofshirnlappen zu betrachten sei, sehen wir durch die Zwischenstufen, die bei den Amphibien und Vögeln sich finden, die höchste Entwickelungsstufe des Grofshirns der Säugetiere sich heranbilden, und unter den Säugetieren selbst beträchtliche Verschiedenheiten der Ausbildung des grofsen Gehirns, der verschiedenen geistigen Befähigung entsprechend. Das entwickeltste Grofshirn besitzt der Mensch, wiederum in verschiedenem Grade bei verschiedenen Individuen, je nach dem Grade der geistigen Begabung. Es würde uns zu weit führen, dieses Resultat der vergleichenden Anatomie des Hirns speziell zu belegen, wir bemerken nur folgendes. Als Mafsstab der Entwickelungsstufe der grofsen Hemisphäre darf nicht allein ihr absolutes oder ihr (zum Gesamtkörper) relatives Gewicht betrachtet werden, sondern vor allem fordern auch die Windungen, ihre Zahl und Tiefe, sowie die Dicke der grauen Substanz hierbei Berücksichtigung. So besitzt der Mensch weder das absolut noch das relativ schwerste Gehirn. In ersterer Hinsicht übertreffen ihn der Elephant und der Delphin, in letzterer einige kleine Wirbeltiere, unter andern die Feldmaus. Was das menschliche Gehirn aber vor allen Tierhirnen auszeichnet, ist die Zahl und Tiefe seiner Hemisphärenwindungen.

Das relative Gewicht des menschlichen Gehirns zum Gesamtkörper variiert nach Tiedemann[1] beim Manne von 1 : 23,32 bis 1 : 46,78, beim Weibe von 1 : 28,45 bis 1 : 44,89, ist also bedeutend gröfser als das des Elephanten, welches auf 1 : 500 angegeben wird, aber kleiner als das der Maus, welches 1 : 26 beträgt. Mittelzahlen für das absolute Gewicht sind von sehr verschiedenen Beobachtern mitgeteilt worden, und zwar geht aus der von Henle[2] gegebenen Zusammenstellung als geringster Wert für das männliche Geschlecht die Zahl 1363,5 g, als höchster die Zahl 1570 g hervor, während bei dem weiblichen Geschlecht die Mittelwerte der verschiedenen Beobachter zwischen 1244,5 und 1350 g schwanken.[3] Wie wenig solche Gewichtsbestimmungen zu Schlüssen auf den individuellen Intelligenzgrad berechtigen, ist *a priori* klar. Denn einmal betrifft die Wägung offenbar gar nicht die der Intelligenzproduktion dienende Substanz allein, sondern auch alle ins Gewicht fallenden Maschinenteile, welche den physischen Lebensvorrichtungen vorstehen, die z. B. bei einem Arbeiter mit ausgebildetem motorischem System sehr entwickelt sein können; zweitens liegt die Möglichkeit

---

[1] Tiedemann, *Das Gehirn des Negers mit dem des Europäers verglichen.* Heidelberg 1837. p. 18.
[2] Henle, *Handb. d. systemat. Anat. d. Menschen.* III. Bd. 2. Abth. 2. Aufl. Braunschweig 1879. p. 102.
[3] Vgl. Danilewski, *Ctrbl. f. d. med. Wiss.* 1880. p. 241.

klar zutage, daſs das Gehirn eines geistig beschränkten Menschen durch Reichtum an Nervenmark, Bindegewebe und überhaupt an indifferenter Stützsubstanz schwerer werden kann und umgekehrt. Da alle diese Faktoren niemals genau kontrollierbar sind, so können Wägungen, wie die erwähnten, schwerlich zu sicheren Schlüssen über den vorhanden gewesenen Intelligenzgrad führen. Ebenso trügerisch scheint sich aber auch die Hoffnung zu erweisen aus den relativen Gewichtsbestimmungen weiſser und grauer Substanz, welche letztere wohl kaum mit Unrecht als die Entwickelungsstätte der psychischen Vorgänge angesehen wird, verläſslichere Ergebnisse zu erzielen. DANILEWSKY[1] hat nach einer sehr empfehlenswerten Methode ziemlich sichere Zahlen für den Prozentgehalt an weiſser und grauer Substanz im Menschen- und Hundehirn gewonnen. Er bestimmte das absolute und das spezifische Gewicht des Gesamthirns und das spezifische von Teilstücken grauer und weiſser, aus verschiedenen Hirnabschnitten ausgeschnittener Substanz und berechnete dann nach Archimedischem Prinzipe die relativen Gewichte der einen und der andren. Ist das spezifische Gewicht des ganzen Gehirns gleich p, das absolute P, das spezifische Gewicht der grauen Substanz a, dasjenige der weiſsen b, so ergibt sich die Gewichtsmenge x der letzteren $= \frac{Pb\ (p-a)}{p\ (b-a)}$.

Auf dem angedeuteten Wege wurden nun für mehrere Einzelfälle folgende tabellarisch zusammengestellte Prozentzahlen ermittelt:

	Groſshirn des Menschen.	Groſshirn des Hundes.
Graue Substanz	39,0—38,7—38,2—37,7 Proz.	50,0—56,7 Proz.
Weiſse „	61,0—61,3—61,8—62,3 „	50,0—43,3 „

Wir erfahren mithin, daſs das Hundehirn verhältnismäſsig mehr graue Substanz als das Menschenhirn enthält, werden uns also wohl bedenken müssen, die Menge der letzteren als Maſs der psychischen Entwickelung anzusehen. Nicht viel Brauchbares läſst sich endlich erhoffen von der vergleichenden Untersuchung der Hirnwindungen und ihrer Beziehungen zur geistigen Befähigung. Denn wenn die Topographie der Hirnwindungen auch durch die Arbeiten von LEURET und GRATIOLET, HUSCHKE, OWEN, PANSCH, ECKER u. a. eine hohe Vollkommenheit erreicht hat, die Orientierung auf der Hirnoberfläche und die Bestimmung der Windungszahl auf den verschiedenen Gehirnabschnitten also keine wesentlichen Schwierigkeiten mehr bereitet, so bleibt es doch immer ein höchst miſsliches Unternehmen, den relativen Umfang und die Ausprägung der einzelnen Windungen abzuschätzen. Gelänge dies aber auch und hätte man selbst noch die Mächtigkeit des grauen Rindenüberzugs nach dem Verfahren DANILEWSKYs genau berechnet, so wäre damit doch nur wenig gewonnen, solange die Möglichkeit fehlt, entweder aus den gefundenen Gewichtsanteilen der grauen Substanz den unwesentlichen Betrag des indifferenten Stützgewebes von dem wesentlicheren der Ganglienzellen zu sondern oder mindestens die numerischen Verhältnisse der letzteren genau zu bestimmen.

LEURET[1], welcher mit auſserordentlichem Fleiſs die Form und Zahl der Windungen bei allen Säugetieren studiert hat, gibt zwar zu, daſs die windungsreichsten Gehirne den klügsten Säugetieren zukommen, glaubt aber, weil einige kluge Säugetiere eine geringe Zahl von Windungen zeigen, daſs weder Vorhandensein, noch Zahl, noch Gestalt der Windungen in bestimmtem Verhältnis zur Gröſse der geistigen Fähigkeiten stehen. Kann aber auch das numerische Verhältnis der Windungen nicht allein als Maſsstab für die Gröſse der geistigen

---

[1] DANILEWSKY, *Ctrbl. f. d. med. Wiss.* 1880. p. 241.

[1] LEURET, *Anat. compar. du syst. nerv. consid. dans ses rapports avec l'intelligence.* Paris 1839. T. I.

Fähigkeiten dienen, so doch sicher im Verein mit den Masseverhältnissen. Die bisher vorliegenden Gewichtsbestimmungen und Untersuchungen der Windungsverhältnisse bei verschiedenen menschlichen Individuen mit gleichzeitiger Berücksichtigung der geistigen Befähigung der betreffenden Personen sind aufserordentlich dürftig und zum teil unzuverlässig. Ein Teil der notwendig zu berücksichtigenden Faktoren ist so schwer zu bestimmen und in vergleichbaren Zahlenwerten auszudrücken, dafs es kein Wunder ist, wenn das bis jetzt gesammelte spärliche statistische Material die gesuchte Bestätigung der Voraussetzung, dafs Höhe der geistigen Befähigung und Masse der grauen Hirnsubstanz proportionale Gröfsen sind, noch nicht liefert. R. WAGNER hat einen Anfang gemacht, für diese bedenklichen Vergleichsbestimmungen möglichst geeignete Methoden festzusetzen und mit denselben bereits eine Anzahl Bestimmungen ausgeführt, deren Fortsetzung im Interesse einer zu begründenden physiologischen Phrenologie äufserst wünschenswert ist[1].

Zu ganz entsprechenden Ergebnissen wie die vergleichend anatomische Untersuchung führen die physiologischen Experimente von FLOURENS, LONGET, MAGENDIE, HERTWIG, SCHIFF u. a. Abtragung der grofsen Hemisphären, welche insbesondere von Vögeln längere Zeit überlebt wird, erzeugt einen tiefen Sopor, einen stumpfsinnigen Zustand. Ob der Rest von Handlungsfähigkeit, welcher verbleibt, in die Kategorie unbewufster Reflexaktionen fällt, oder wenigstens zum teil doch noch mit Bewufstsein verknüpft ist, d. h. auf rudimentärem Willens- und Empfindungsvermögen beruht, läfst sich nicht entscheiden (s. o. p. 53). Hennen, welchen das Grofshirn entfernt ist, bleiben zwar meist regungslos sitzen, verschlucken aber in den Schnabel gebrachte Gegenstände, laufen fort, wenn sie gestofsen werden, fliegen, wenn man sie in die Luft wirft, und ganz ähnlich verhalten sich Frösche, denen man die Hemisphären abgetragen hat. Eine weitere Thatsache ist, dafs nach der Entfernung der grofsen Hemisphären alle Zeichen einer bewufsten, überlegten Reaktion auf die höheren Sinnesempfindungen, Gehör, Gesicht, Geruch und Geschmack gänzlich wegfallen. Viele Physiologen haben hieraus ohne weiteres geschlossen, dafs die Empfindungen selbst aufhörten, indem die Zentralorgane der betreffenden Sinnesnerven mit den Hemisphären entfernt wären. Eine genaue Prüfung der Beobachtungen selbst lehrt die Zweifelhaftigkeit, oder wohl die Unrichtigkeit dieses Schlusses. Es scheint, dafs auch nach der Operation Licht den Sehnerven erregt und eine Lichtempfindung erweckt, Schallwellen eine Tonempfindung erzeugen; allein da diese Empfindungen reine Empfindungen bleiben, sich nicht mehr mit den gewohnten Vorstellungen verknüpfen können, da ferner die Erinnerung an die

[1] Vgl. HUSCHKE, *Schädel, Hirn u. Seele.* Leipzig 1854. — R. WAGNER, *Göttinger Nachr.* 1860, No. 7 u. 12, *Vorstudien zu e. wiss. Morphol. u. Physiol. d. menschl. Gehirns.* Göttingen 1861.

anerzogene Reaktion auf die verschiedenen Empfindungsqualitäten unmöglich gemacht ist, so bleiben eben diese Reaktionen notwendig aus.

Zur näheren Begründung des letzteren Satzes führen wir noch folgendes an. Es ist unstreitig ganz richtig, dafs eine enthirnte Henne auf einem Getreidehaufen sitzen kann, ohne bei vorhandenem Nahrungsbedürfnis zu fressen, gegen die Wand ihres Käfigs rennt, vor heftigen Geräuschen nicht entflieht; allein alles das beweist nicht, dafs Gesichts- und Schallempfindungen weggefallen sind, sondern nur, dafs die vom Getreidehaufen erweckte Lichtempfindung nicht mehr die durch Erfahrung gewonnene Vorstellung des Futters erweckt, die gesehene Wand nicht mehr als Hindernis erscheint. Überdies sind zuweilen auf Sinneseindrücke gewisse Reaktionen beobachtet worden, welche die Persistenz des Gehörs- und Gesichtssinnes beweisen, wenn man sie nicht für einfache, ohne Dazwischenkunft einer Empfindung erzeugte Reflexe halten will. Longet sah Tauben ihren Kopf nach einem im Kreise gedrehten Licht herumwenden, Magendie sah eine Ente ihr Futter aufsuchen, Longet sah Tauben lebhaft erschrecken und fliehen, wenn in ihrer Nähe ein Gewehr abgeschossen wurde, Renzi[1] sah Fische und Frösche, denen er die dem Grofshirn entsprechenden Hirnteile entfernt hatte, ihre Bewegungen nach Gesichtseindrücken akkommodieren u. s. w. Eine sichere Entscheidung, ob diese Reaktionen bewufste oder nur unbewufste Reflexe sind, läfst sich freilich nicht beibringen; diejenigen, welche das Schreien und Fliehen enthirnter Tiere (bei Erhaltung der *medulla oblongata*) als Reflexbewegung deuten, werden konsequenterweise die fraglichen Erscheinungen in demselben Sinne auslegen. Über Verlust oder Erhaltung des Geschmacks und Geruchs nach der Entfernung der Hemisphären ergeben die Versuche noch weniger bestimmten Aufschlufs; der Geruchssinn geht meistens notwendig verloren, weil mit der Operation fast immer Verletzung oder Entfernung der Riechnerven verbunden ist; die Reaktionen der Tiere auf Einwirkung von Ammoniakdämpfen auf die Nasenschleimhaut sind natürlich nur Beweise für die Erhaltung des Gemeingefühls, nicht des Geruchs. Longet behauptet die Fortdauer des Geschmackssinnes, weil er bei Säugetieren nach der Abtragung der Hemisphären Zeichen von Widerwillen bemerkte, wenn er dem Futter bitterschmeckende Substanzen beimengte.

Von anderweitigen Erfahrungen, welche die Grofshirnlappen als die Bildungsstätte der aus sinnlichen Eindrücken hervorgehenden Vorstellungen darthun, erwähnen wir noch die klinischen Beobachtungen, nach welchen Druck auf die Hemisphären durch Exsudate, Geschwülste u. s. w., Schwinden des Bewufstseins, Stumpfsinn erzeugt, mangelhafte Ausbildung oder krankhafte Entartung derselben mit Idiotismus verbunden ist.

So weit und nicht weiter geht die physiologische Kenntnis der Funktionen der grofsen Hirnhemisphären, alle weiteren Angaben sind unsichere Vermutungen oder vage Erdichtungen. Ohne alle Frage gibt es funktionell verschiedene Teile der grauen Hemisphärensubstanz, verschiedene Teile des Mechanismus für verschiedene Kategorien der Seelenthätigkeit, mag nun von vornherein mit der ersten Bildung eine diskrete Anlage solcher Bezirke gegeben sein oder dieselbe erst im Dienste der Seele sich ausbilden. Wir dürfen voraussetzen, dafs andre Teile dem Gedächtnis dienen, andre Teile in dieser oder jener Weise bestimmend auf die Richtung der Willenskraft einwirken, die

[1] Renzi, vgl. Schmidts *Jahrb. d. ges. Med.* 1864. Bd. CXXIV. p. 151. — Goltz, *Beitr. z. Lehre v. d. Funct. d. Nervencentr. d. Frosches.* Berlin 1869. p. 64 u. fg.

Organe verschiedener „Triebe" sind; wir dürfen dies voraussetzen, wenn wir gleich noch keine Ahnung davon haben, welche physischen Prozesse in jenen Apparaten der grauen Substanz, z. B. dem Festhalten eines Eindrucks und der Reproduktion desselben in der Erinnerung zu Grunde liegen oder die Entstehung des Geschlechtstriebes vermitteln. Wir dürfen ferner voraussetzen, dafs ebenso, wie der thätige geübte Muskel intensiver ernährt wird, auch diejenigen psychischen Apparate, welche durch eine vorherrschende Richtung der Seelenthätigkeit vorzugsweise in Aktion gesetzt werden, mehr als die unthätigeren ausgebildet werden, dafs z. B. mit Übung des Gedächtnisses eine Vermehrung der Einzelapparate, welche mit der Aufbewahrung von Eindrücken beauftragt sind, eintritt. Auf diese Voraussetzung ist die Berechtigung einer wissenschaftlichen Phrenologie basiert, der Physiologie die grofse Aufgabe gestellt, jene hypothetischen funktionell gesonderten Gebiete aufzusuchen, und wie sie derselben in einzelnen Punkten bereits gerecht geworden ist, lehren zur Genüge die bereits (s. o. p. 12, 101, 107, 138 u. 231) besprochenen Arbeiten von TUERCK, FLECHSIG, CHARCOT, FRITSCH und HITZIG, GOLTZ, FERRIER, LUCIANI, MUNK u. a. Ausdrücklich möge aber davor gewarnt werden, diese zu erhoffende Phrenologie der Zukunft, welche auf die mikroskopische Durchforschung des nervösen Faserverlaufs und Ursprungs, das physiologische Experiment und die pathologische Beobachtung basiert ist, mit der Phrenologie einer noch nicht fernen Vergangenheit zusammenzuwerfen. Letztere, welche ihre Schlüsse auf die vergleichende Betrachtung der äufseren Schädelgestaltung, die Kranioskopie, gründet, also, um uns eines bildlichen Ausdrucks zu bedienen, die Schale für den Kern verantwortlich macht, kann schon ihrer falschen Methode halber zu keinem verläfslichen Ergebnis führen, abgesehen davon, dafs auch die ihr eigentümliche gänzlich unpsychologische, rein willkürliche Zerklüftung der Seelenkräfte jedweder wissenschaftlichen Berechtigung entbehrt. Für eine spezielle Kritik und den Versuch einer Säuberung des Metalls von den unlauteren Schlacken ist hier kein Raum. Die phrenologische Hirnlandkarte zu beschreiben, die Schädelhöcker, welche durch das darunter wuchernde Diebs-, Bau- oder Farbenorgan, oder vielleicht das gleichzeitig für „Hochmut und Höhensinn" bestimmte Organ vorgetrieben sein sollen, aufzuzählen, wäre eine ebenso wertlose Arbeit, als die Aufreihung der alten Ansichten über den „Sitz der Seele" und der Gründe, warum LAPEYRONIE denselben im Balken, DESCARTES in der Zirbeldrüse u. s. w. suchte.

Die beiden Hemisphären stellen jedenfalls auch funktionell paarige Organe mit symmetrischer Anordnung der funktionell verschiedenen Bezirke dar. Wollte man hiergegen die häufige Unsymmetrie der Windungen anführen, so wäre zu erwiedern, dafs die Gliederung derselben sich nirgends mit einer Sonderung physiologischer Funktionen deckt. Die paarige Anlage war bedingt durch

das paarige Vorhandensein aller sensibeln und motorischen Nervenapparate und durch die Notwendigkeit, alle in gleicher Weise mit den Organen der höheren Seelenthätigkeiten in Kommunikation zu setzen. Die Möglichkeit des Zusammenwirkens beider Hälften, der Mitteilung von einer zur andren ist durch die früher genannten Kommissurensysteme, vor allem die grofse Fasermasse des Balkens gegeben.

Funktion des kleinen Gehirns.[1] Die physiologischen Verrichtungen des Kleinhirns sind ebenfalls nur äufserst bruchstückweise bekannt. Auf pathologische oder Experimental-Beobachtungen hin hat man im kleinen Gehirn bald den Sitz des Gedächtnisses, bald des Willens-, bald des Empfindungsvermögens, bald den Zentralherd aller willkürlichen Bewegungen, bald den Sitz eines Triebs zur Vorwärtsbewegung, bald das Organ des Geschlechtstriebs gesucht. Besser begründet, wenn auch noch zu keinem präzisen physiologischen Ausdruck gebracht, ist die zuerst von FLOURENS aufgestellte Ansicht, dafs dasselbe die Erregungen der motorischen Nerven so koordiniert, wie es das Zusammenwirken verschiedener Muskeln und Muskelgruppen bei den kombinierten Bewegungen, insbesondere den Gangbewegungen, erheische. Als fraglich mufs bezeichnet werden, ob und welche Beziehungen das Kleinhirn zu dem Empfindungsvermögen unterhält. Während WAGNER sich mit gröfster Bestimmtheit älteren, ziemlich vagen Behauptungen gegenüber dahin aussprach, dafs dasselbe ausschliefslich im Dienste des motorischen Systems stehe, sind von andern Seiten aufs neue Thatsachen angeführt worden, welche auf irgend eine Relation dieses Organs zu den Sinnesempfindungen hinzudeuten scheinen. Sicher nachgewiesen ist die Abhängigkeit gewisser Stoffwechselvorgänge, und zwar sowohl der Harnabscheidung als auch der glykogenen Leberfunktion[2], von dem Kleinhirne. Über die anatomischerseits gewährten Aufschlüsse ist schon früher (s. o. p. 100) berichtet worden.

Die thatsächlichen Grundlagen, auf welche diese Angaben über die physiologische Rolle des Kleinhirns sich stützen, bilden, wie überall auf dem Gebiete der Nervenphysiologie, so auch hier die Versuchsergebnisse, welche man durch Reizung, beziehungsweise Zerstörung des fraglichen Organs oder einzelner Teile desselben zu erzielen imstande gewesen ist. Reihen wir die vorliegenden Daten aneinander, so stellt sich folgendes heraus. Wird die entblöfste Oberfläche des Kleinhirns plötzlich stark abgekühlt, so

---

[1] FLOURENS, *Recherch. expérim. sur les propriétés et les fonctions* etc. Paris 1824. — R. WAGNER, *Götting. Nachr.* 1858. No. 21. 24. 26, 1859. No. 6, 1860. No. 4. 7. 12. 16, 1862. No. 15; *Ztschr. f. rat. Med.* 1859. III. R. Bd. V. p. 215; 1861, Bd. XI. p. 266; 1863. Bd. XVIII. p. 14. — DALTON, *On the cerebell.*, *Americ. Journ. of sciences.* 1861. Bd. XLI. p. 83. — LUSSANA, *Journ. de la physiol.* 1862, T. V. p. 418. — BROWN-SÉQUARD, ebenda. p. 484. — PRIDEAUX, *Med. Times.* 1864. Bd. II. p. 340; RENZI, s. in SCHMIDTS *Jahrb. d. ges. Med.* 1864. Bd. CXXIV. p. 151. — FIEDLER, *Ztschr. f. rat. Med.* III. R. 1861. Bd. XI. p. 250. — BAUDELOT, *Cpt. rend.* 1863. T. LVII. p. 949. — ECKHARD, HERMANNS *Hdb. d. Physiol.* 1879. Bd. II. p. 111.

[2] ECKHARD, *Beitr. z. Anat. u. Physiol.* Giefsen 1872. Bd. VI. p. 53 u. 177.

folgen, demselben eine Beteiligung an der Regulation der symmetrischen Körperbewegungen, zu welchen namentlich die Gangbewegungen gehören, zuweist? Wir müssen bekennen, dafs auch dieser Auffassung der Kleinhirnfunktion erhebliche Bedenken entgegenstehen, seit SCHIFF und LUCIANI[1] übereinstimmend darauf aufmerksam gemacht haben, dafs mit der gänzlichen Abtragung des Kleinhirns die gewohnte zweckmäfsige Verknüpfung der zum Gehen und Laufen erforderlichen Muskelaktionen im Grunde nicht aufhört, sondern nur das Mafs von Energie, mit welcher die einzelnen Muskelverkürzungen erfolgen, entweder eine einfache Herabsetzung erleidet (LUCIANI), oder durch regelwidrige Intensitätschwankungen einen unsteten Charakter erhält (SCHIFF). Was für Einrichtungen es sind, durch welche das Kleinhirn diesen bestimmenden Einflufs auf die Stärke der einzelnen Muskelkontraktionen ausübt, ist unbekannt, die physiologische Aufgabe des Kleinhirns daher weder im einzelnen noch im allgemeinen geklärt. Möglich, dafs die zweifellos vorhandene Einwirkung desselben auf den Abflufs der Willensimpulse zu den motorischen Ganglienzellen des Rückenmarks keine direkte ist, sondern durch irgend welche Beziehungen zum Empfindungsvermögen reflektorisch vermittelt wird. Aber wenn hierfür auch die anatomischen Befunde, namentlich die von FLECHSIG durchgeführte Verfolgung der höchst wahrscheinlich zentripetalleitenden Kleinhirnseitenstrangbahnen (s. o. p. 101) einen gewissen Anhalt gewährt, so steht doch die erforderliche physiologische Bekräftigung gänzlich aus. Selbstverständlich ist niemals daran zu denken, das Kleinhirn in dem Sinne als ein Zentrum für das sensible Nervensystem zu bezeichnen, dafs in ihm die psychischen Endorgane aller sensibeln Nerven zu suchen wären, die Empfindungen als solche in ihm zustande kämen; gegen diese Annahme liegen, in betreff der meisten Sinne wenigstens, direkte anatomische und experimentelle Beweise vor. Wenn PRIDEAUX das Zentrum des Hautnervensystems in den Seitenlappen des Cerebellum sucht, weil er dieselben bei Tieren mit sehr entwickeltem Hautsystem (Cetaceen, Fledermäusen) stark, bei Tieren mit weniger empfindlicher Haut (Vögeln) dagegen schwach ausgebildet fand, so ist damit wohl eine Beziehung dieser Teile zur Hautempfindlichkeit wahrscheinlich gemacht, aber nicht eine direkte in dem genannten Sinne. Eine „Schwächung" der Hautsensibilität ist öfters, z. B. von RENZI, als Folge von Verletzungen des Kleinhirns angegeben worden. Ebenso sind von verschiedenen Seiten Störungen im Bereich des Gesichtssinns beobachtet worden und zwar nicht nur Störungen der Augenbewegungen, welche sich auch auf mangelhafte Koordination zurückführen liefsen, sondern auch Störungen des Sehvermögens, selbst Erblindung; da letztere jedoch

---

[1] SCHIFF, PFLUEGERS *Arch.* 1883. Bd. XXXII. p. 427. — LUCIANI, *Publicazioni del R. Istituto di studi superiori pratici o di perfezionamento in Firenze.* Prima Memoria. Firenze 1884.

nur selten eintritt, so liegt die von BROWN-SÉQUARD ausgesprochene Vermutung einer sekundären oder durch Mitleidenschaft andrer Hirnteile (Vierhügel) gegebenen Veranlassung derselben nahe.

Dagegen ist von HITZIG[1] durch Versuche an Menschen und Tieren nachgewiesen worden, daſs das Gefühl des Schwindels, welcher allgemein aus einer Störung des normalen Einklangs zwischen den durch den Gesichtssinn und den durch Tast- und Muskelsinn vermittelten Raumvorstellungen erklärt wird, in unmittelbarer Folge aller solcher Eingriffe auftritt, welche geeignet sind, in beiden Kleinhirnhälften zeitlich miteinander zusammenfallende, ihrer Beschaffenheit nach aber ungleichartige Innervationszustände zu erzeugen. Leitet man einen konstanten Strom von hinreichender Intensität quer durch den Kopf eines Menschen von Ohr zu Ohr, so erfolgt jedesmal eine Fallbewegung nach der Seite des positiven Pols, der Anode, hin. Diese Bewegung ist, wie jeder bestätigen muſs, der den Versuch einmal an sich selbst ausgeführt hat, willkürlichen Ursprungs und hervorgerufen durch die Empfindung, als ob das Körpergleichgewicht auf der Seite des negativen Pols, der Kathode, durch Fortziehen einer Stütze aufgehoben wäre. Kaninchen, deren äuſsere Gehörgänge mit angefeuchtetem Papier maché ausgefüllt worden sind und sodann mit je einem Kettenpole in Verbindung gebracht werden, reagieren in ganz gleicher Weise und führen unter dem Einfluſs höherer Stromintensitäten sogar sehr heftige Rollbewegungen nach der Seite der Anode aus. Der positive Pol wirkt demnach kraft des Anelektrotonus, welchen er hervorruft, genau so, wie die Durchschneidung der mittleren Kleinhirnschenkel (s. o. p. 247), d. h. im Sinne einer Hemmung der von letzteren vermittelten Innervationsimpulse. Das übereinstimmende äuſsere Verhalten, welches Mensch und Tier demnach unter den nämlichen Versuchsbedingungen zeigen, läſst vermuten, daſs auch im Gebiete der subjektiven Bewuſstseinssphäre beider gleichartige Vorgänge ablaufen werden, daſs also auch die dem Versuche unterworfenen Kaninchen gerade so, wie erwiesenermaſsen der Mensch, unter dem Eindrucke eines Schwindelgefühls stehen, welches je nach dem Grade seiner Intensität bald zu einer einfachen Kompensationsbewegung, bald zu den heftigsten, alles Maſs überschreitenden, immer jedoch willkürlich die Herstellung des gestörten Gleichgewichts bezweckenden Rollbewegungen Anlaſs gibt. Das Kaninchen wirft sich auf die Seite der Anode, weil es sich auf die Seite der Kathode gedreht glaubt, und verfällt in Rollbewegungen, wenn es, durch das Fortbestehen eines intensiven Schwindelgefühls über seine wirkliche Lage getäuscht, den gleichen Willensimpuls fort und fort wiederholt.

---

[1] HITZIG, *Unters. üb. d. Gehirn.* Berlin 1874. p. 196 u. 261. — Vgl. ferner FERRIER, *Die Functionen d. Gehirns*, übersetzt von OBERSTEINER. Braunschweig 1879. p. 116.

Angesichts dieser Thatsachen wird das Vorhandensein einer doppelten Beziehung des Kleinhirns einerseits zum Willens-, anderseits zum Empfindungsvermögen nicht bezweifelt werden können. Denn offenbar wird durch dieselben bewiesen, dafs die Integrität des Gesamtorgans, die ganze Summe der in beiden Kleinhirnhälften irgendwie erzeugten Innervationsimpulse erforderlich ist, um zwischen unsern durch sensible Nerven im weitesten Sinne des Wortes vermittelten Raumvorstellungen und unsern durch motorische Nerven ausgelösten willkürlichen Bewegungen ein richtiges Verhältnis herzustellen. Ganz unklar bleibt aber trotz alledem, wie das Kleinhirn diese ihm zweifellos zufallende Aufgabe löst, und weshalb seine gänzliche Entfernung bei Menschen und Tieren nur relativ unbedeutende Störungen der Körperbewegungen zur Folge hat. RENZI nennt das Kleinhirn das Organ der sensoriellen Aufmerksamkeit, nach deren Aufhebung ein schwindel- oder rauschähnlicher Zustand eintrete, und dieser sei die Ursache der gestörten Koordination der willkürlichen Bewegungen. Ähnlich sucht auch HITZIG den Grund der abnormen Zwangsbewegungen, welche nach einseitigen Verletzungen des Kleinhirns oder nach Galvanisierung desselben wahrzunehmen sind, in dem gleichzeitig vorhandenen Schwindelgefühl. Hiermit sind aber die oben bezeichneten Schwierigkeiten nicht im entferntesten gehoben, sondern ist nur eine allgemeine Vorstellung geschaffen, welche künftigen physiologischen Forschungen freilich zu gute kommen dürfte. LUSSANAS Hypothese[1], nach welcher das Kleinhirn das Zentrum des Muskelsinns darstellen soll, entbehrt jeder sicheren experimentellen Grundlage.

Was nun endlich die weiteren dem Kleinhirn zugeschriebenen Verrichtungen anlangt, so wird die eine derselben, seine Beziehung zur Diurese und zur Zuckerbildung, bei einer späteren Gelegenheit (s. u. *medulla oblongata*) näher zu berücksichtigen sein, hinsichtlich der noch übrigen können wir uns dagegen sehr kurz fassen, da sie alle auf sehr unzuverlässiger Basis beruhen. So ist aus dem häufig nach Kleinhirnverletzungen eintretenden Erbrechen deshalb kein Schlufs auf eine spezifische Beziehung dieses Organs zu den glatten Muskeln des Magens und Darms abzuleiten, weil die gleiche Wirkung auch nach Affektion vieler andrer Hirnteile beobachtet worden ist. Ebensowenig lassen sich sichere Anhaltepunkte für die Angabe R. WAGNERS auffinden, dafs die Herzthätigkeit vom kleinen Gehirn aus Anregungen empfange. Störungen in den höheren Geistesvermögen sind nicht als Folgen von Kleinhirnaffektionen konstatiert. Mit der Behauptung GALLS[2], dafs das Cerebellum das Organ des Geschlechtstriebs sei, steht es genau so schlecht, wie mit den meisten phrenologischen

[1] LUSSANA, *Journ. de la physiol.* 1862. T. V. p. 418. — Vgl. dagegen z. B. FERRIER, *Die Functionen des Gehirnes*, übersetzt aus d. Englischen von OBERSTEINER. Braunschweig 1879. p. 125.

[2] GALL, *Sur les fonct. du cerveau et sur celles de chacune de ses parties.* Paris 1825. T. III. p. 245.

Attributen einzelner Hirnpartien. Wir finden keinen besseren Beweisgrund, als die zuweilen bei Leiden des Kleinhirns, insbesondere Blutergüssen in dasselbe, beobachteten häufigen Erektionen des Penis, oder auch angebliche Herabsetzung des Geschlechtstriebs bei solchen Kranken. Abgesehen davon, daſs die Erektionen keine konstanten Folgen der Kleinhirnaffektionen sind, daſs sie ebenso häufig oder noch häufiger auch bei Leiden andrer Teile des Gehirns, namentlich des verlängerten Marks, auftreten, ja daſs vielleicht Leiden des kleinen Gehirns nur mittelbar durch Druck auf die *medulla oblongata* die Steifung des Gliedes herbeiführen (LONGET), ist der GALLsche Schluſs an sich nichtssagend. Bei nüchterner Betrachtung könnte man doch zunächst nur schlieſsen, daſs das kleine Gehirn auf irgend welche Art mit dem Vorgange der Erektion funktionell verknüpft sei.

Funktion des verlängerten Marks. Die *medulla oblongata* ist, wie bereits bei der anatomischen Beschreibung angedeutet wurde, in mehrfacher Hinsicht einer der wichtigsten Teile des Zentralnervensystems; sie ist der Knotenpunkt einer groſsen Anzahl von Faserzügen, die meisten Hirnnerven finden im verlängerten Mark ihre nächsten Zentralherde und werden von hier aus in mannigfache Kommunikation mit andern Systemen gesetzt. Für die vom Rückenmark aufsteigenden motorischen und sensibeln Leiter bildet es nicht allein ein Durchtrittsorgan, in welchem dieselben teilweise die Ordnung ihres Verlaufs ändern, sondern, wie aus zahlreichen Thatsachen hervorgeht, bereits ein wichtiges Koordinationszentrum. Wir erinnern an die komplizierten Reflexbewegungen, welche bei enthirnten Tieren vom Rumpf aus hervorgerufen werden können, sobald die *medulla oblongata* erhalten ist; wir erinnern an die Beherrschung des vielgliederigen Systems der Respirationsmuskeln von einer beschränkten Stelle dieses Hirnteils aus. Letzterem Umstande ist es zuzuschreiben, daſs die Zerstörung gewisser Partien der *medulla oblongata* bei den Menschen und den höheren Wirbeltieren eine so schnell tödliche Wirkung hat. Wird diejenige Zentralstelle durchstochen, in welcher die Übertragung der Atmungsimpulse auf die Atmungsnerven stattfindet, das sogenannte Atmungszentrum also (s. o. p. 197), so steht die Atmung still, und die damit notwendig verknüpfte Hemmung des Gaswechsels bedingt den Tod durch Erstickung. Gewisse niedere Wirbeltiere, wie Frösche, Salamander und Kröten, ertragen die Vernichtung ihres Atmungszentrums nur deshalb länger als Vögel und Säugetiere, weil sich ihre Respiration nicht bloſs durch die Lungen, sondern auch zu einem nicht unerheblichen Teile durch die schleimhautähnliche Cutis vollzieht. FLOURENS[1], welcher sich zuerst bemüht

---

[1] FLOURENS, *Recherches expér. sur les propriétés et les fonctions du syst. nerv.* Paris 1842. p. 196; *Cpt. rend.* 1851. T. XXXIII. p. 437, 1859. T. XLVIII. p. 1136, 1862. T. LIV. p. 314, *Gaz. méd.* 1859. p. 28; *Annales des sciences natur.* IV. Sér. VI. Année. T. XI. p. 146.

hat, die fragliche Stelle der *medulla oblongata* näher zu umgrenzen, glaubte dieselbe auf einen kleinen, kaum stecknadelkopfgroſsen Punkt der grauen Substanz in der Spitze des *calamus scriptorius* eingeschränkt und legte ihr den Namen „*nocud vital*“, des Lebensknotens, bei, weil er der Ansicht war, daſs in ihr das Zentrum des tierischen Lebens überhaupt enthalten sei. Wie irrig der zweite Teil dieser Lehre ist, ergibt sich ohne weiteres aus dem schon erwähnten, zuerst von BROWN-SÉQUARD[1] betonten Umstande, daſs die Exstirpation des Lebensknotens durchaus nicht bei allen Tierklassen zu einem schleunigen Tode führt, sondern in bezug auf die Schnelligkeit des tödlichen Effekts je nach dem Grade, in welchem der gesamte Gaswechsel von der Lungenrespiration abhängt, variiert. Die Unhaltbarkeit auch des ersten Teils der FLOURENSschen Behauptungen ist am schärfsten von SCHIFF[2] dargethan worden, welcher auf das bestimmteste zeigte, daſs der *nocud vital*, oder, wie wir jetzt sagen müssen, das Atmungszentrum, kein einfaches genau in der Mittellinie gelegenes Ganze darstellen könne, sondern aus zwei symmetrischen, zu beiden Seiten der Raphe gelegenen, durch eine relativ breite graue Zwischenmasse getrennten Partien bestehen müsse. Es folgte dies schon aus dem von VOLKMANN und LONGET gelieferten Nachweise, daſs Längsteilung des verlängerten Marks in der Mittellinie weder die Atmungsbewegungen beider Körperhälften aufhebt noch rasch tötet, und ist nachträglich auch von FLOURENS als richtig zugegeben worden. Ein Einstich in die Rautengrube hat demnach nur dann einen plötzlichen Tod durch Atmungsstillstand zur Folge, wenn beide Seitenhälften des Atmungszentrums durchtrennt worden sind.

Fast alle Leistungen des verlängerten Marks sind bereits, so weit wir sie kennen, in den vorhergehenden Abschnitten abgehandelt, und daher, soweit dies geschehen, nicht hier zum zweiten Male durchzusprechen. Als hauptsächlichste Eigentümlichkeiten des verlängerten Marks lassen sich anführen, erstens daſs es vermöge seiner zahlreichen Querkommissuren die gleichzeitige und gleichmäſsige Thätigkeit einer Menge von Muskeln und Muskelsystemen auf beiden Seiten des Körpers vermittelt, zweitens daſs es für gewisse unwillkürliche, mehr oder weniger komplizierte Bewegungen das Zentrum bildet, in welchem dieselben teils auf reflektorischem Wege ausgelöst, teils in ihrer eigentümlichen Kombination und zeitlichen Aufeinanderfolge reguliert werden. Dies gilt vor allen Dingen von den Atembewegungen, ferner aber auch für das gleichmäſsige Zusammenarbeiten beider Zungenhälften während des Sprechens und für dasjenige der Gesichtsmuskeln beim Artikulieren sowie bei der unwillkürlichen mimischen Thätigkeit

---

[1] BROWN-SÉQUARD, *Journ. de la physiol.* 1858. T. I. p. 217.
[2] SCHIFF, *Lehrb. d. Physiol.* Lahr 1858—59. p. 332.

rselben. In bezug auf die letztere hat SCHROEDER VAN DER KOLK[1]
ir richtig bemerkt, daſs sie als sinnfälliger Ausdruck der ver-
iedenen Affekte auf einem unwillkürlichen, bei allen Menschen
wesentlichen identischen Innervationsvorgange beruht, obschon
nebenher auch jederzeit willkürlich hervorgerufen werden kann.
ahingestellt muſs aber bleiben, ob die von ihm angeführten anato-
schen Beweisgründe eine ausreichende Rechtfertigung für die An-
hme enthalten, daſs gerade die Oliven dazu berufen seien, die
iderseitigen Zungenfleisch- und Antlitznerven zu gemeinsamer Aktion
verbinden. Denn die einseitige isolierte Zerstörung dieser grauen
ntralapparate hat bei Tieren Folgeerscheinungen ganz andrer Art,
i bedeutenderen Verletzungen Rollbewegungen um die Längsachse
s Körpers nach der Seite des Eingriffs hin, bei weniger tief-
ingenden hingegen Reitbahnbewegung oder eine Zwangslage ähn-
h derjenigen, welche nach Durchschneidung der Kleinhirnschenkel
o.) aufzutreten pflegt, und die doppelseitige führt nach BECHTEREW
r Vernichtung des Gleichgewichtsgefühls: die operierten Tiere
ımeln, wenn sie sich auf die Füſse stellen wollen, oder können
erhaupt weder gehen noch stehen, haben also mindestens die Fähig-
it der Bewegungskoordination eingebüſst.[2] Wie guten Grund man
er hat den Oliven eher die Bedeutung eines Innervationszentrums
r die associierten Gangbewegungen als die von SCHROEDER VAN
R KOLK angenommene zuzuerkennen, lehren endlich noch die
inischen Beobachtungen an Menschen, bei welchen während des
bens ausgesprochene Neigung zu Kreisbahnbewegung oder Dreh-
wegung um die Längsachse des Körpers bestand und nach er-
lgtem Tode durch die Sektion Schrumpfung der Oliven auf der-
nigen Körperseite konstatiert wurde, nach welcher hin die Zwangs-
wegungen gerichtet gewesen waren.[3]

Eine jener zusammengesetzten unwillkürlichen bilateralen
ewegungen, welche in dem verlängerten Mark reflektorisch aus-
löst werden, ist das Schlucken. Wir haben früher (Bd. I.
204) die eigentümliche Reihenfolge von Zusammenziehungen
r Muskeln der Zunge, des Gaumens und des Schlundes,
elche den Vorgang des Schluckens bilden, speziell nachgewiesen,
d gesehen, daſs diese Reihenfolge reflektorisch durch Erregung
nsibler Nerven am Zungenrücken und weichen Gaumen in Gang
setzt wird, während der Wille zwar ebenfalls den Anstoſs zu der
glichen Bewegungsreihe geben, aber weder ihren Ablauf hindern,
nn sie einmal in Gang ist, noch ihren gesetzmäſsigen Gang ändern,
schleunigen oder verzögern kann. Der Mechanismus in der *medulla*
longata muſs demnach bestehen: 1. aus Fasern, welche den sen-
len Reiz zu einem allgemeinen Zentrum tragen, von welchem aus

[1] SCHROEDER VAN DER KOLK, *Bau u. Funct. d. Medulla spin. u. oblongata*. Aus d. Holländ.
THEILE. Braunschweig 1859. p. 111.

[2] BECHTEREW, PFLUEGERS *Arch.* 1882. Bd. XXIX. p. 257.

[3] MESCHEDE, *Tagebl. d. 53. Versamml. deutscher Naturforscher u. Ärzte.*

die ganze Bewegungskombination erweckt wird; 2. aus Fasern, welche zu demselben Zentrum auch den Einfluſs des Willens leiten können; 3. aus Fasern, welche von diesem Zentrum aus zu den verschiedenen motorischen Nervenkernen, welche beim Schlucken in Thätigkeit geraten, den Reiz überbringen; 4. aus Fasern, welche die Zentralorgane beider Seitenhälften verbinden, so daſs alle Bewegungen während des ganzen Akts immer gleichzeitig und gleichmäſsig auf beiden Seiten vor sich gehen. Was die erste Faserklasse betrifft, so können weder die Fasern des Glossopharyngeus noch des Zungenasts vom Trigeminus die Träger des zentripetalen Reizes sein, welcher den Anstoſs zum Schlucken gibt, da das Schlucken nach Durchschneidung beider vollkommen ungestört vor sich geht (Panizza, Stannius). Nach Schroeder v. d. Kolk sind es die *rami palatini* des zweiten Trigeminusasts, welchen diese Verrichtung zukommt, und in der That ist es nicht der Reiz auf den Zungenrücken selbst, sondern der Reiz auf den harten und weichen Gaumen, welcher Schluckbewegungen hervorruft. Auſser den Gaumenästen des fünften Gehirnnerven ist aber auch der *laryngeus superior*, also ein Vaguszweig, geeignet den Schluckmechanismus reflektorisch auszulösen. Bei Tieren läſst sich letzterer daher stets mit groſser Sicherheit in Gang bringen, wenn man den zentralen Stumpf des genannten Nerven tetanisiert.[1] Der Nutzen, welchen diese reflektorische Beziehung zwischen Kehlkopfschleimhaut und Schluckzentrum gewährt, besteht offenbar darin, daſs Flüssigkeitsanteile, welche beim Trinken aus dem Munde in die glosso-epiglottische Furche herabgesickert und in die Seitenventrikel des Kehlkopfeingangs gelangt sind, von hier aus einen Anreiz zu erneuter Schluckbewegung erteilen und, dadurch daſs sie nachträglich aus dem gehobenen Kehlkopf in den Schlund entleert werden, an dem weiteren Vordringen zu den Stimmbändern verhindert werden. Das Bedürfnis des sogenannten Nachschluckens, welches wir an uns selbst nach jedem Trunke wahrnehmen können, wird also durch die periphere Ausbreitung des *laryngeus superior* vermittelt. Als die Zentralorgane des Schluckens betrachtet Schroeder v. d. Kolk die *corpora olivaria inferiora* bei den Tieren, die Nebenoliven beim Menschen, weil dieselben ihm zufolge anatomisch allen oben bezeichneten Ansprüchen Genüge leisten, d. h. sowohl Fasern an die grauen Kerne des Hypoglossus und Accessorius und in das Groſshirn entsenden, als auch durch Kommissurenfasern, welche die Raphe durchsetzen, untereinander zusammenhängen.

Das verlängerte Mark ist auch, wie besonders Schroeder v. d. Kolk[2] vortrefflich nachweist, das Zentralorgan der allgemeinen bilateralen Reflexkrämpfe, welche unter pathologischen Verhältnissen auftreten; es ist der Herd der epileptischen Krämpfe, der Herd der

---

[1] Bidder u. Blumberg, *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1865. p. 492. — Kronecker, *Die Schluckbewegung.* Berlin 1884.

[2] Schroeder van der Kolk a. a. O. p. 194.

Konvulsionen, welche nach den Untersuchungen von KUSSMAUL und TENNER[1] bei Verblutung entstehen, der Herd der Konvulsionen, welche nach BROWN-SÉQUARDS[2] Beobachtungen an Meerschweinchen einige Wochen nach Durchschneidung einer Rückenmarkshälfte oder der beiden Hinterstränge sei es mit, sei es ohne gleichzeitige Entfernung der grofsen Hinterhörner, oder nach leichten mechanischen Erschütterungen der Gehirnoberfläche durch die unverletzten Schädeldecken hindurch bisweilen ohne wahrnehmbare äufsere Ursache auftreten, jedenfalls aber stets durch Reizung gewisser Zonen der sensiblen Trigeminusausbreitung ausgelöst werden können, es ist sicher auch das notwendige Mittelglied derjenigen Konvulsionen, welche man durch tetanische Erregung der psychomotorischen Hirnrindenabschnitte zu erzielen vermag. Eine innige Beziehung besteht ferner nach den früher (p. 81) erwähnten Untersuchungen PFLUEGERS und seiner Schüler zwischen dem verlängerten Mark und den mit Sauerstoffverbrauch und Kohlensäurebildung verknüpften Spaltungsvorgängen in der Substanz der willkürlichen Muskulatur. Letztere werden von der *medulla oblongata* tonisch angeregt und erheben dieselbe also mit Rücksicht auf ihren bekannten Zusammenhang mit der Wärmeproduktion des tierischen Körpers zu der Bedeutung eines kalorischen Nervenzentrums. Und dürfen wir vollends als erwiesen ansehen, dafs das periodische Auf- und Abschwanken der ausgeatmeten CO_2-Mengen, welches FANO an Schildkröten beobachtete, die unversehrte Beschaffenheit der *medulla oblongata* zur Voraussetzung hat, wie ebenfalls von FANO angegeben wird[3], so liegt es nahe zu vermuten, dafs auch die typische Schwankung der menschlichen Eigenwärme (s. Bd. I. p. 369) durch Innervationsschwankungen des nämlichen Organs bedingt sei, die wärmesteigernden Impulse dieses mithin in langgedehnten Intervallen aber nach bestimmtem Gesetz an Stärke bald zu- bald abnehmen.

Weiterhin wissen wir von der *medulla oblongata*, dafs sie die Ursprünge der Speichel- und Schweifsnerven enthält, also einen Mittelpunkt für die entsprechenden Sekretionen abgibt, sie übt endlich aber auch einen Einflufs aus auf die Quantität und die Qualität der Harnsekretion, dessen Bedingungen weniger offen liegen und daher einer eingehenderen Betrachtung bedürfen. Die Entdeckung der hier zu erörternden Thatsache verdanken wir CL. BERNARD[4], welcher fand, dafs bei Kaninchen nach Verletzung des Bodens der Rautengrube Zucker im Harn erscheint. Später ist diese Beobachtung von vielen Seiten bestätigt und sowohl die betreffende

---

[1] KUSSMAUL u. TENNER, MOLESCHOTTS *Unters. z. Naturlehre.* 1857. Bd. III. p. 1.
[2] BROWN-SÉQUARD, *Cpt. rend.* 1856. T. XLII. p. 86; *Arch. générales de méd.* Ve. Sér. T. VII. Févr. 1856. p. 143.
[3] FANO, *Di un nodo trofico bulbare nella Testuggine palustre.* Genova 1885.
[4] CL. BERNARD, *Cpt. rend.* 1850. T. XXXI. p. 574; *Gaz. méd. de Paris* 1852. No. 5. p. 72, *Leçons de physiol. expérim.* Paris 1855. T. I. p. 297; *Leçons sur la physiol. et la pathol. du système nerv.* Paris 1858. T. I. p. 397.

Stelle, deren Verletzung den Diabetes erzeugt, als auch die Art des ursächlichen Zusammenhangs zwischen Eingriff und Wirkung genauer bestimmt worden.

Das Experiment selbst, die von BERNARD sogenannte Piqûre, besteht darin, daſs man bei lebenden Tieren entweder zwischen Hinterhaupt und Atlas den Rückenmarkskanal öffnet und nun, direkt zwischen Kleinhirn und *medulla oblongata* in den vierten Ventrikel eingehend, den Boden desselben mit einer Nadel verletzt, oder das Hinterhauptbein an einer bestimmten Stelle durchbohrt und eine der dazu von BERNARD konstruierten Nadeln (mit flossenartigen scharfen Seitenflügeln) durch das Kleinhirn hindurch in die Mittellinie der *medulla oblongata* einstöſst. Ist die richtige Stelle des verlängerten Marks getroffen, so sondert das Tier in vermehrter Quantität einen klaren, sauer reagierenden Harn ab, in welchem bereits $1^1/_2$ Stunde nach der Operation oder noch früher Zucker nachweisbar ist; 6 Stunden nach der Operation pflegt bei Säugetieren kein zuckerhaltiger Harn mehr ausgeschieden zu werden. Bei Fröschen, an denen zuerst KÜHNE und SCHIFF[1] den Diabetesstich ausgeführt haben, hält der Diabetes weit längere Zeit an. Was nun die örtliche Lage des zu verletzenden Bezirks in der *medulla oblongata* betrifft, so hatte CL. BERNARD den Versuch ursprünglich in der Absicht ausgeführt, die Ursprünge der Vagi einer längere Zeit anhaltenden Reizung zu unterwerfen und den Einfluſs derselben auf die Zuckerbildung in der Leber zu prüfen; er gab demgemäſs auch die *ala cinerea*, bis zu welcher der Vagus verfolgt ist, als die zu piquierende Region an. Indessen begegnete diese Angabe sehr bald vielfältigem Widerspruch[2] und wurde schlieſslich von CL. BERNARD selbst dahin umgeändert, daſs die wirksame Stelle eine ziemlich beträchtliche Ausdehnung besitze und beiderseits ziemlich weit über die Medianlinie hinausreiche. Neu hinzugefügt wurde sodann von ECKHARD[3] die freilich bisher nur für Kaninchen als gültig erkannte Thatsache, daſs auch Verletzungen des Kleinhirns Diabetes und Hydrurie bewirken hönnen, wenn dieselben im Bereiche der hintersten Gyri des Wurms, ECKHARDS *lobus hydruricus et diabeticus*, stattfinden.

Genauere anatomische Ermittelungen über die Elemente, deren Durchschneidung die erwähnten Folgen hat, fehlen; v. BECKERS Hypothese, daſs es die als *fibrae transversae* bezeichneten Querfasern des verlängerten Marks und die Querfasern der Brücke seien, steht ohne allen Beweis da. BERNARD hat angegeben, daſs der Erfolg des Stichs etwas abweicht je nach der Lage der getroffenen Stelle; treffe die Piqûre mitten zwischen den Ursprungsort der Vagi und Acustici, so trete Diabetes und beträchtlich vermehrte Harnabsonderung

[1] W. KÜHNE, *Über künstlich erzeugten Diabetes bei Fröschen.* Dissert. Göttingen 1856; *Nachr. v. d. Götting. Univ.* 1856. No. 13. — SCHIFF, ebenda. No. 14; *Unters. üb. d. Zuckerbild. in der Leber.* Würzburg 1859.

[2] Vgl. SCHRADER, *Göttinger gelehrte Anzeigen.* März 1852. p. 49. — R. WAGNER, *Neurolog. Unters.* Göttingen 1854. p. 233. — UHLE, *Exper. de saccharo in urin. aliquamd. transeunte.* Dissert. Lipsiae 1852. — V. BECKER, *Ztschr. f. wiss. Zool.* 1854. Bd. V. p. 170.

[3] ECKHARD, *Beiträge z. Anat. u. Physiol.* Gieſsen 1872. p. 53.

ein; treffe die Verletzung höher hinauf, so werde die Harnmenge weniger vermehrt, ebenso sei die Zuckerexkretion geringer, während dafür Eiweifs im Harn erscheine (namentlich bei Verletzung der *pedunculi cerebelli ad pontem*); treffe der Stich endlich noch näher an die Varolsbrücke, dicht hinter den Ursprung der Trigemini, so trete vermehrte Speichelabsonderung ein. Die Richtigkeit der letzteren Behauptung ist im wesentlichen durch LOEB[1] bestätigt worden. Wenn CL. BERNARD aber weiterhin bemerkt, dafs die von ihm beschriebenen Wirkungen der Piqûre nur nach operativen Eingriffen von mechanischer, nicht aber nach solchen von chemischer oder thermischer Natur, nicht also nach Ätzung oder nach Brennen des Rautengrubenbodens, hervortreten, so ist gegen die Zuverlässigkeit dieser Angabe ein Zweifel umsomehr gerechtfertigt, als bestimmte Beobachtungen von ECKHARD[2] vorliegen, nach welchen mindestens von seiten des *lobus hydruricus et diabeticus* des Wurms im Kleinhirne nicht allein durch mechanische, sondern auch durch chemische und elektrische Einwirkungen Hydrurie und Meliturie ausgelöst werden kann.

Die Erklärung der CL. BERNARDschen Entdeckung ist nicht leicht und wohl auch noch nicht in erschöpfender Weise zu geben. Zunächst steht allerdings fest, dafs das Auftreten von Zucker im Harn nur die Folge einer gesteigerten Anhäufung dieses Kohlenhydrats im Blute ist. Denn einesteils ist durch vielfache Versuche[3] dargethan worden, dafs jede Vermehrung des im Blute normal vorhandenen Zuckers über ein gewisses Prozentverhältnis hinaus, gleichviel wodurch man dieselbe hervorgebracht hat, eine Absonderung zuckerhaltigen Harns bedingt, andernteils ist durch v. BECKER auch noch speziell bewiesen worden, dafs erst dann nach der Piqûre Diabetes eintritt, wenn der Zuckergehalt des Bluts den Wert von 0,5 % erreicht hat. Wie aber bewirkt die in Rede stehende Operation eine solche Anhäufung von Zucker im Blute? Gibt sie etwa den Anstofs zu einer vermehrten Zuckerbildung in der Leber, oder hemmt sie vielleicht auf irgend eine Weise die normale Umsetzung des in der Leber gebildeten oder aus den Därmen absorbierten Zuckers? Von einer Erörterung der ursprünglich auf diese Frage erteilten Antworten, namentlich der ältesten Versuche CL. BERNARDS, den Diabetes als Folge einer Verletzung der Vaguswurzeln zu erweisen, ferner von ALVARO REYNOSOS[4] Behauptung, dafs die Piqûre durch Herabsetzung der Respiration und dadurch bedingte Aufhebung oder Beschränkung der Zuckeroxydation wirksam sei, können wir füglich absehen, da dieselben gründlich widerlegt sind. Es ist durch SCHIFF mit voller Sicherheit dargethan und auch von BERNARD bestätigt worden, dafs die nächste Ursache des Diabetes nach der in Rede stehenden Verletzung eine vermehrte Bildung von Zucker in der Leber ist. SCHIFF sah den Diabetes gänzlich ausbleiben, wenn er vor der Piqûre den Fröschen die Gefäfse der Leber unterband, und wies aufserdem nach, dafs ein gegebenes Stück Leber

[1] LOEB, ECKHARDS *Beitr. z. Anat. u. Physiol.* Giefsen 1870. Bd. V. p. 21.
[2] ECKHARD, *Beitr. z. Anat. u. Physiol.* Giefsen 1872. Bd. VI. p. 70 u. fg.
[3] Vgl. z. B. CL. BERNARD, *Leçons sur les propriétés physiol. et les altérations pathol. des liquides de l'organisme.* Paris 1859. Bd. II. p. 71 u. fg.; UHLE, V. BECKER a. a. O.
[4] ALVARO REYNOSO, *Cpt. rend.* 1851. T. XXXIII. p. 416, 520, 606, u. 1852. T. XXXIV. p. 18.

nach der Operation absolut mehr Zucker produziert, indem es zwar nicht mehr glykogene Substanz als im Normalzustand bildet, aber dieselbe energischer in Zucker verwandelt. Die Ursache der vermehrten Saccharifikation erblicken sowohl Cl. Bernard als auch Schiff in einer gesteigerten Blutfüllung des Lebergewebes, welche ihrerseits wiederum aus einer Verletzung vasokonstriktorischer Lebernerven im Verlauf oder an der Ursprungsstelle derselben in der *medulla oblongata* hervorgegangen sei. Dieser Ansicht hat sich denn auch die Mehrzahl der Forscher angeschlossen, wenn auch keiner von ihnen bisher imstande gewesen ist, den inneren Zusammenhang zwischen gesteigerter Zuckerausfuhr aus der Leber und Vermehrung und Beschleunigung des dieselbe durchsetzenden Blutstroms mit entscheidender Sicherheit klar zu legen. Welche Gesichtspunkte hierbei in Betracht zu ziehen sind, ist indessen schon früher (Bd. I. p. 172 fg.) angezeigt worden und bedarf hier also keiner erneuten Besprechung. Es bleibt mithin nur übrig, die Beweisgründe näher zu prüfen, welche dafür beigebracht worden sind, dafs der Einflufs der Piqûre auf den Zuckergehalt des Bluts und auf die Menge des secernierten Harns lediglich auf der Lähmung vasokonstriktorischer oder der Reizung vasodilatatorischer Nerven beruhe. Will man nicht mit dem Begriffe des Beweises spielen, so ist von vornherein einzuräumen, dafs ein strenger, allen Anforderungen genügender Beweis für diese Hypothese noch fehlt. Allerdings ist richtig, dafs die Abschliefsung gewisser grofser Gefäfsgebiete (s. Bd. I. p. 173) und die dadurch gesetzte Überflutung der Leber mit Blut letzteres stark zuckerhaltig macht, und nach den Untersuchungen von Cyon und Aladoff keinem berechtigten Zweifel unterworfen, dafs gewisse Nervenbahnen, deren Verletzung das Auftreten von Diabetes bewirkt, mindestens die gefäfsverengenden Nerven der Leber enthalten. Aber anderseits wissen wir auch, dafs Unterbindung der Pfortader, also offenbare Blutarmut der Leber, ebenfalls Zuckeranhäufung im Blute bedingt, und ist es ferner keineswegs sicher, ob die von Cyon und Aladoff[1] geprüften Nervenbahnen ihren Einflufs allein den von ihnen eingeschlossenen vasomotorischen Elementen und nicht vielleicht andern den Chemismus der Leberzellen regelnden Sekretionsfasern verdanken. Kann daher auch nicht wohl abgeleugnet werden, dafs eine gewisse Wahrscheinlichkeit für einen vasomotorischen Ursprung des Piqûrediabetes spricht, so wird immerhin doch von einem endgültigen Urteil hierüber abzusehen sein, zumal ja auch die Natur des ausgelösten Vorgangs selbst, die Art und Weise, wie die Zuckeranhäufung im Leberblute zustande kommt, einer erschöpfenden Erklärung vorerst noch wartet.

---

[1] E. Cyon u. Aladoff, *Mélanges biologiques.* 1871. T. VIII. p. 90. — Vgl. auch Vulpian, *Leçons sur l'appareil vasomoteur.* Paris 1874. T. I. p. 556, u. T. II. p. 24 u. fg.

Der von der *medulla oblongata*, beziehungsweise dem Kleinhirn des Kaninchens zur Leber führende Nervenweg gehört zum Gebiete des Sympathicus und verläuft nach den übereinstimmenden Untersuchungen verschiedener Beobachter durch den oberen Teil des Halsmarks zu dem untersten Hals- und dem obersten Brustganglion des Sympathicus, ferner durch den Bruststrang dieses Nerven zu den Splanchnici, welche ihrerseits endlich die eigentlichen Lebernerven abgeben. Differenzen erheblicher Art bestehen nur darin, ob Durchschneidungen innerhalb der peripheren Bahn des Brust- und Bauchsympathicus Diabetes bewirken oder nicht, und wenn sie einen solchen Zustand hervorzurufen vermögen, ob derselbe als eine Reiz- oder als eine Lähmungserscheinung aufzufassen sei. CL. BERNARD[1], welcher in dem Piqûre-Diabetes eine Reizerscheinung erblickte, glaubte eine Bestätigung seiner Anschauung in dem Umstande zu finden, daſs der Erfolg der Piqûre ausbleibt, wenn zuvor beide Splanchnici durchschnitten worden sind, und ECKHARD[2], welcher der Ansicht CL. BERNARDS im Prinzip beipflichtet, bringt zur Unterstützung derselben eine neue wichtige Thatsache bei. Indem er nämlich den Bruststrang des Sympathicus bei Kaninchen in verschiedenen Höhen durchtrennte, bemerkte er, daſs nach dieser Operation ebensowenig wie nach Durchschneidung der Splanchnici unterhalb des Zwerchfells Diabetes eintrete, daſs sich hingegen ein ebenso intensiver Diabetes wie nach der Piqûre entwickele, wenn man irgend eines der Thoraxganglien des Bruststrangs oder auch das unterste Ganglion des Halssympathicus einschneide. Hieraus folgerte er dann, daſs nicht die Kontinuitätstrennung von Nervenfasern, sondern die Verletzung gangliöser Zentralapparate des Gehirns oder der Körperperipherie für die hier betrachtete Diabetesform von Wesenheit sei, und daſs mithin der fragliche Vorgang nicht die Bedeutung einer Lähmungs-, sondern diejenige einer Reizungserscheinung haben müsse. Zu dem gleichen Schlusse gelangte endlich auch SCHIFF mit Rücksicht namentlich auf die kurze Dauer der Piqûrewirkung bei Säugetieren, das Aufhören der Zuckerausscheidung trotz des Fortbestehens der Verletzung. Wer demnach der Ansicht huldigt, daſs der Piqûrediabetes in nächster Instanz durch eine Hyperämie der Leber verursacht wird, und denselben gleichzeitig als ein Reizphänomen ansieht, hätte anzunehmen, daſs die erwähnten diabeteserregenden Eingriffe imstande wären, die Thätigkeit gefäſsdilatierender Lebernerven wachzurufen. Konsequenterweise müſste er dann aber freilich die Möglichkeit zugestehen, daſs auch die Lähmung gefäſsverengernder Lebernerven, welche ebenfalls zu einer Blutanschoppung in der Leber führen dürfte, eine diabeteserregende Wirkung haben

---

[1] Vgl. CL. BERNARD, *Leçons sur les propriétés physiologiques et les altérations pathologiques des liquides de l'organisme.* Paris 1859. T. II. p. 439 u. 451.

[2] ECKHARD, *Beitr. z. Anat. u. Physiol.* Gieſsen 1869. Bd. IV. p. 1.

könne, und mit SCHIFF also einen **Lähmungs**- von einem **Reizungsdiabetes** unterscheiden. Inwiefern eine Unterscheidung der Art durch die vorliegenden Thatsachen zu rechtfertigen wäre, haben wir indessen umsoweniger Veranlassung zu untersuchen, als CYON und ALADOFF, freilich nicht ohne von ECKHARD[1] Widerspruch zu erfahren, die Fundamente, von welchen die Diskussion auszugehen hätte, tief erschüttert haben. Denn nicht nur daſs sie den Splanchnici eine ganz andre Bedeutung für das Zustandekommen des Piqûrediabetes beilegen als CL. BERNARD, sie stellen auch einen wesentlichen Teil der ECKHARDschen Angaben auf das bestimmteste in Abrede. Hinsichtlich der Splanchnici machen sie darauf aufmerksam, daſs die Durchschneidung derselben den gerade entgegengesetzten Einfluſs auf die Blutfülle der Leber ausüben müsse als nach der Annahme vieler die Piqûre oder die Verletzung des obersten sympathischen Brustganglions. Denn während die Leber infolge der letzteren beiden Eingriffe hyperämisch werde, müsse sie infolge des ersteren in einen Zustand hochgradiger Anämie geraten, weil die Splanchnici auſser den gefäſsverengenden Nerven der Leber auch noch diejenigen aller Baucheingeweide enthielten, ihre Durchschneidung mithin notwendig bewirken müsse, daſs ein groſses der Leber benachbartes Gefäſsgebiet ebenfalls erweitert und dem Gefäſsgebiet der Leber also ein entsprechender Blutanteil entzogen würde. Die Erfolglosigkeit des BERNARDschen Zuckerstichs nach vorausgegangener Durchtrennung der Splanchnici erkläre sich daher höchst wahrscheinlich aus der Einmischung andrer vasomotorischer Einflüsse von antagonistischem Werte, nicht aber in dem von CL. BERNARD vorausgesetzten Sinne. In betreff der Behauptungen ECKHARDS bestätigen CYON und ALADOFF zwar, daſs die Durchschneidung des obersten Brust- und des letzten Halsganglions ebenso sicher Diabetes bewirke, wie die Verletzung gewisser Regionen der *medulla oblongata*, bestreiten aber durchaus die Existenz der von ECKHARD konstatierten physiologischen Differenz zwischen den Ganglien einerseits und den sie verbindenden Nervenfäden anderseits. In ausgesprochenem Gegensatz zu ECKHARD geben sie vielmehr an, daſs nicht bloſs Einschneiden oder mechanische Miſshandlungen des obersten Brustganglions, sondern auch die gänzliche Exstirpation desselben und sogar die alleinige Durchtrennung seiner nervösen Verbindungen Diabetes verursache. Da ihnen endlich aber noch zu zeigen gelang, daſs elektrische Reizung der von den Ästen des obersten Brust- und des untersten Halsknotens gebildeten *ansa Vieussenii* ein Erblassen der entblöſsten Leberoberfläche und eine deutliche Zunahme des manometrisch gemessenen Seitendrucks in der *art. hepatica* bedingt, so zögern sie nicht, den Diabetes nach

---

[1] ECKHARD, *Beitr. z. Anat. u. Physiol.* Gieſsen 1872. Bd. VII. p. 18.

der Piqûre der *medulla oblongata* sowohl als auch den nach Durchtrennung der Thoraxganglien oder nach Durchtrennung der Faserstränge des Brustsympathicus auftretenden als eine Lähmungserscheinung zu bezeichnen und speziell aus einer Lähmung gefäſsverengernder Nerven zu erklären. Es ist klar, daſs prinzipielle Widersprüche der erwähnten Art nur durch eine experimentelle Nachprüfung zu erledigen sind, in Ermangelung einer solchen vorderhand also ungelöst bleiben müssen. Was gegenwärtig daher noch eine kurze Besprechung erheischt, hat sich lediglich auf die nach der Piqûre sehr gewöhnlich mit der Meliturie gemeinsam entstehende und vergehende Polyurie zu beschränken. Zunächst darf als bewiesen angesehen werden, daſs zwischen beiden Vorgängen keine innere Beziehung existiert. Denn einerseits ist es ECKHARD gelungen, namentlich durch chemische Anätzungen des *lobus hydruricus* im Kleinhirne, Polyurie ohne Meliturie zu erregen, aber auch nach Eingriffen jeder beliebigen Art, wenn er den Versuchstieren einige Tage zuvor die sämtlichen Lebernerven in der Brusthöhle durchschnitten hatte; anderseits berichten CYON und ALADOFF, daſs die Exstirpation des obersten sympathischen Brustknotens den Harn allerdings zuckerhaltig mache, aber durchaus keinen Einfluſs auf die Quantität desselben ausübe. Es fragt sich schlieſslich, wie der Vorgang selbst zu verstehen ist. Die Mehrzahl der Physiologen zieht auch hierzu wieder vasomotorische Wirkungen heran und erklärt die Polyurie aus einer Blutüberfüllung der Nieren. Für sicher entschieden kann aber auch diese Annahme nicht gelten, in jedem Falle ist noch zweifelhaft, ob die vorausgesetzte Nierenhyperämie auf einer Reizung gefäſsdilatierender oder einer Lähmung gefäſsverengernder Nerven beruht.

Von einer gesonderten Funktionslehre der übrigen Hirnteile sehen wir ab, das wenige, was wir über die Leistungen einzelner wissen oder vermuten, ist bereits mitgeteilt worden, für eine Anzahl andrer anatomisch abgegrenzter Hirnpartien fehlt uns jeder Fingerzeig zur Erkenntnis ihrer physiologischen Bestimmung.

PHYSIOLOGIE DES SYMPATHICUS.

§ 143.

Allgemeines. Mit dem Namen des sympathischen oder vegetativen oder Gangliensystems hat bekanntlich die Anatomie jenes durch zahlreiche, in den Verlauf aller seiner Abschnitte eingeflochtene Ganglienknoten ausgezeichnete Fasersystem belegt, welches als rechter und linker Grenzstrang zu beiden Seiten der Wirbelsäule herabziehend, vorzugsweise die Organe des vegetativen Lebens mit Ästen versorgt, und hat durch diese Beschreibung

zugleich die wesentlichen Grundlagen zu einer physiologischen Anschauungsweise geschaffen, deren Spuren noch bis in die jüngste Gegenwart erkennbar geblieben sind. Denn gerade die scharf hervorgehobene Eigenart des Endziels der Sympathicusverzweigungen, welches den Fasern der Grenzstränge eine besondere funktionelle Bedeutung zu überweisen schien, und nicht weniger auch die vielfach als eigentümlich betonte Ursprungsweise jener Verzweigungen, welche nicht wie die Hirn- und Rückenmarksnerven aus dem Mutterboden der in Schädel- und Wirbelkapsel eingeschlossenen Nervenmasse, sondern aus einem andren gemeinschaftlichen nervösen Grundstocke, eben den Grenzsträngen, hervorzugehen schienen, müssen als die eigentlichen Ursachen der seit Haller mehr und mehr in den Vordergrund tretenden Neigung angesehen werden, das System der sympathischen Nerven auch physiologisch von demjenigen der cerebrospinalen zu sondern. Hierzu kam endlich der außerordentliche Reichtum ganglióser Apparate in dem gesamten Verbreitungsbezirke des Sympathicus, welche man sehr bald als diskrete Partien grauer Substanz ansprechen und für ebenso viele kleine Nervenzentren ansehen lernte; kurz eine ganze Reihe höchst beachtenswerter Thatsachen stand demjenigen zur Seite, welcher mit Bichat geneigt war, die völlige Unabhängigkeit des sympathischen Nervensystems vom cerebrospinalen zu proklamieren und dem einen die Prozesse des organischen oder vegetativen Lebens, dem andren diejenigen des animalischen unterzuordnen. So eindringlich aber die erwähnten Umstände einer solchen Auffassung vom anatomischen Gesichtspunkte aus das Wort reden mochten, so unberechtigt erwies sich dieselbe der experimentellphysiologischen Prüfung gegenüber. Denn fast von jeder Leistung, welche man berechtigter Weise dem sympathischen Systeme zuzuschreiben hat, ist nachgewiesen worden, daſs sie unter der Botmäſsigkeit von Rückenmark und Gehirn, also den cerebrospinalen Zentralorganen, erfolgt. Zugegeben aber auch, daſs einige Ganglienapparate des Sympathicus einen selbständigen trophischen Einfluſs auf die sie durchsetzenden Nervenfasern ausüben, so ist damit dem Nervengebiete, welchem sie angehören, nur eine Eigentümlichkeit vindiziert, welche den Ganglien echter Cerebrospinalnerven, denjenigen der hinteren Rückenmarkswurzeln, gleichfalls zukommt, und zugegeben ferner, daſs andre Ganglienapparate des Sympathicus, insbesondere diejenigen der Darmwandungen, die Bedeutung von motorischen oder von Reflexzentren besitzen, so brauchen wir nur an den Vagus und seine Beziehung zu den gangliösen Herzzentren zu erinnern, um dargethan zu haben, daſs auch hierauf die Annahme eines qualitativen Unterschieds zwischen cerebrospinalem und sympathischem Nervensystem nicht begründet werden könne. Kurz, man darf es gegenwärtig wohl ohne Bedenken aussprechen, es gibt keinen stichhaltigen Grund, auf welchen hin man gezwungen wäre, dem Sympathicus eine Sonderstellung im

Gesamtnervensystem des tierischen Organismus zuzuerkennen, der Sympathicus ist im Gegenteil ein Nervenstamm wie jeder andre, ist nichts, als eine zwischen Rückenmark und Hirn einerseits und Körperperipherie anderseits ausgespannte Leitungsbahn, deren physiologische Bestimmung als solche dadurch nicht berührt wird, dafs das periphere Endorgan, zu welchem sie hinführt, nicht immer ein echter motorischer oder sensibler Endapparat, sondern bisweilen wiederum ein nervöses Zentrum ist.

§ 144.

Anatomische Verhältnisse des Sympathicus (Grenzstrangs). Seitdem sich nach längerem Schwanken[1] namentlich durch die Arbeiten R. Wagners, Valentins und Koellikers[2] die Überzeugung mehr und mehr befestigt hatte, dafs die Nervenfasern und Nervenzellen des sympathischen Systems morphologisch in allen wesentlichen Punkten denjenigen des cerebrospinalen gleichen (vgl. Bd. I. p. 516), blieb der Anatomie immer noch die schwierige Aufgabe zu lösen übrig, erstens die äufsere Gestalt des Mechanismus darzulegen, zu welchem die faserigen und zelligen Elemente des Sympathicus unter sich und mit dem Cerebrospinalsystem verkettet sind, und zweitens festzustellen, welche Endigungsbezirke und welche Endigungsweisen dem Sympathicus zukommen. Inwiefern diese Fragen ihre anatomische Erledigung gefunden haben, inwiefern nicht, soll die folgende Besprechung lehren.

Die Verbindung sympathischer Nervenzellen der Grenzstränge mit Nervenfasern erfolgt, soviel die unmittelbare Beobachtung durch das Mikroskop hat erkennen lassen, dem früher (Bd. I. p. 517) erwähnten Schema gemäfs allein durch den von seiner Markscheide entblöfsten Achsencylinder, ist aber bisher nur bei Fröschen mit absoluter Sicherheit nachgewiesen worden. Für diese Tierklasse kann keinem berechtigten Zweifel mehr unterworfen sein, dafs jede sympathische Ganglienzelle eines Spinalganglions zwei Achsencylinderfortsätze entsendet, von denen der eine als sogenannte Spiralfaser den Anfangsteil der andren gestreckt verlaufenden in mehr oder weniger zahlreichen Windungen umspinnt[3] (s. Fig. 33. *B. I.* Bd. I. p. 517), schliefslich aber ebenfalls geradläufig wird und entweder die vorhin angenommene Richtung beibehält, oder in die entgegengesetzte umbiegt (Courvoisier[4]). Denn abgesehen von dem überzeugenden Eindruck, welchen das mikroskopische Anschauungsbild der eben erwähnten Verhältnisse gewährt, wissen wir durch Axel Key und Retzius[5], dafs der spiralige Fortsatz sich in seinem weiteren Verlauf mit Mark umhüllt, also zu einer markhaltigen Nervenfaser wird, und durch Schwalbe[6], dafs der gerade Fortsatz sich in gröfserer oder geringerer Entfernung von seinem Ursprungsorte gabelt. Bei Säugetieren und wahrscheinlich also wohl auch beim Menschen liegen die Dinge indessen

---

[1] Bidder u. Volkmann, *Die Selbständigkeit des sympath. Nervensyst. durch anatom. Untersuch. nachgewiesen.* Leipzig 1842.

[2] Valentin, *Repertor. f. Anat. u. Physiol.* 1843. p. 96. — Koelliker, *Die Selbständigkeit u. Abhängigkeit d. sympath. Nervensyst. durch anatom. Beobacht. bewiesen.* Zürich 1844, und *Mikroskop. Anat.* Leipzig 1850. Bd. II. 1. Abth. p. 522, *Handb. d. Gewebelehre d. Menschen.* V. Aufl. Leipzig 1867. p. 327. — R. Wagner, R. Wagners *Hdwrtbch.* 1846. Bd. III. Abth. 1. p. 360, *Neurol. Unters.* Göttingen 1854. p. 6 u. fg.

[3] Arnold, *Arch. f. pathol. Anat.* 1863. Bd. XXVIII. p. 433 u. 1864. Bd. XXXI. p. 1. — Beale, *Philosoph. Transactions for the year.* 1863. Vol. CLII. p. 889.

[4] Courvoisier, *Arch. f. mikrosk. Anat.* 1866. Bd. II. p. 13.

[5] Axel Key u. Retzius, *Stud. in d. Anat. d. Nervensyst. u. d. Bindegewebes.* 2. Heft, Stockholm 1876. — G. Schwalbe, *Ueber d. Kaliberverhältnisse d. Nervenfasern.* Leipzig 1882. p. 13.

[6] G. Schwalbe, *Lehrb. d. Neurologie.* Erlangen 1880/81. p. 985. Anm.

etwas anders. Hier gehören die meisten, vielleicht sogar alle Zellen der sympathischen Spinalganglien zu der Klasse der multipolaren.[1] Da die mehrfachen Ausläufer derselben jedoch nicht die Bedeutung von Achsencylinderfortsätzen haben, sondern als verzweigte Fortsätze des Zellleibs (vgl. Bd. I. p. 518) zu betrachten sind, so kann über ihren eventuellen Übergang in Nervenfasern nichts Bestimmtes ausgesagt werden, zumal SCHWALBE[2], freilich nur in einem einzigen Falle, an einer isolierten Ganglienzelle des Katzensympathicus neben zahlreichen verzweigten Fortsätzen einen als Achsencylinderfortsatz zu deutenden unverzweigten Ausläufer angetroffen zu haben meint, und ferner bei Kaninchen im Verlaufe der Grenzstränge echte bipolare Ganglienzellen aufgefunden hat, welche von ihren gegenüberliegenden Polen je eine blasse REMAKsche Faser entsandten. Ebensowenig kann mit Entschiedenheit behauptet oder verneint werden, dafs die verzweigten Ausläufer der multipolaren Zellen dazu dienen, die letzteren untereinander zu verbinden. Die Existenz feinerer oder gröberer Kommissurenfasern zwischen den Zellen der sympathischen Spinalganglien ist zwar öfters behauptet worden, aber noch lange nicht als gesichert zu betrachten.[3] Festgestellt ist demnach bisher für sehr verschiedene Tierklassen allein, dafs Nervenfasern der Grenzstränge mit Nervenzellen sympathischer Ganglien Verbindungen eingehen, nicht aber, in welchem Betrage dies geschieht, und wie viele von ihnen die sympathischen Ganglien lediglich durchsetzen, ohne mit den nervösen Zellen derselben in nähere Beziehung zu treten. Letzteres ist aber z. B. mit Wahrscheinlichkeit anzunehmen für die markhaltigen Nervenfasern, welche sich in der Peritonealwand der *Cisterna magna* beim Frosche verbreiten, und ferner für die ebenfalls markhaltigen Fasern, welche, besonders leicht zu verfolgen in dem Mesenterium von Katzen, an die Pacinischen Körper desselben herantreten.

Sehen wir nun, welche Schlüsse sich aus den mitgeteilten Befunden für die physiologische Rolle des Sympathicus ergeben, so ist von vornherein einzuräumen, dafs denselben äufserst enge Grenzen gesteckt werden müssen. Der allerdings unanfechtbare Nachweis eines direkten Zusammenhangs der Ganglienzellen des Grenzstrangs mit einem gröfseren oder geringeren Anteile seiner Fasern berechtigt uns höchstens zu der Annahme, dafs im Gebiete des Sympathicus Vorrichtungen existieren, welche auf die Thätigkeits- und Ernährungsvorgänge seiner faserigen Elemente verändernd einzuwirken imstande sein möchten, nicht aber dafs die letzteren unabhängig von den grofsen Zentren der cerebrospinalen Achse funktionierten.

Um der Bedeutung des Grenzstrangs anatomisch näher zu kommen, hat man ferner viele Mühe darauf verwandt, den Verbleib der Faserbündel zu bestimmen, welche zwischen ihm und den Stämmen der cerebrospinalen Nerven in regelmäfsigen Abständen brückenartig ausgespannt sind. Mit Erfolg gekrönt sind diese Versuche jedoch bisher nur für die markhaltigen Elemente der *rami communicantes* (*c* Fig. 185. S. 278) gewesen, welche jedes sympathische Ganglion (*gl. sy.* Fig. 185) des Brust- und Bauchstrangs mit dem nächstliegenden aus dem Zusammenflusse einer vorderen und einer hinteren Rückenmarkswurzel (*v* und *h* Fig. 185) hervorgegangenen gemischten Nervenstamme (*m*) verbinden, nicht dagegen für die marklosen. Von ersteren, welche namentlich bei höheren Wirbeltieren an vielen Körperstellen gesondert von den letzteren verlaufen, so dafs zwei *rami communicantes* in diesem Falle von den sympathischen Ganglien ausstrahlen, ein weifser und ein grauer, ist sicher erstens, dafs sie im cerebrospinalen Nervenstamme sich gröfstenteils dem peripheren Stücke desselben zuwenden und nur zum kleineren Teile zentralwärts ziehen[4], zweitens,

---

[1] REMAK, *Observat. anatomic. et microscopic. de systemat. nervosi structura.* Berolini 1838. *Monatsber. der Kgl. Akad. d. Wiss. zu Berlin.* 1854. Januarheft p. 26.

[2] G. SCHWALBE, *Arch. f. mikrosk. Anat.* 1868. Bd. IV. p. 62 u. 70.

[3] Vgl. COURVOISIER, *Arch. f. mikrosk. Anat.* 1866. Bd. II. p. 26, u. 1868. p. 143.

[4] BIDDER u. VOLKMANN a. a. O. p. 85. — COURVOISIER, *Arch. f. mikrosk. Anat.* 1866. Bd. II. p. 33.

s sie im Grenzstrange je nach der Örtlichkeit desselben auf- oder absteigend
laufen, um früher oder später zu Ästen gesammelt eine periphere Richtung
zuschlagen.[1] Die Gegend, in welcher die markhaltigen Faserbündel der weifsen
ni communicantes hauptsächlich zu höher gelegenen peripheren Ästen empor-
igen, erstreckt sich vom 1ten bis zum 6ten oder 7ten Brustganglion — ganz ent-
echend lehrt daher auch das physiologische Experiment, dafs Reizung des
lssympathicus Bewegungsvorgänge gerade in dem höher gelegenen Gebiete des
pfes, Verengerung der inneren und äufseren Blutgefäfse desselben, Erweiterung
Pupille, hervorruft — die Gegend, in welcher das entgegengesetzte Ver-
ten platzgreift, umfafst den noch übrigen Brustteil des Sympathicus vom
n Brustganglion abwärts und den ganzen Lumbalabschnitt desselben, der
erste sakrale Abschnitt des Grenzstrangs ermangelt der weifsen *rami com-
nicantes* gänzlich. Mit besonderer Genauigkeit ist namentlich für die
pillendilatierenden Nerven des Halssympathicus festgestellt[2], dafs sie auf der
n weifsen *rami communicantes* von den ersten drei oder vier cerebrospinalen
stnervenstämmen zu dem obersten sympathischen Brustganglion treten und
hier zu einem Bündel feiner markhaltiger Nervenfasern vereinigt bis zum
rsten Halsganglion verfolgt werden können.

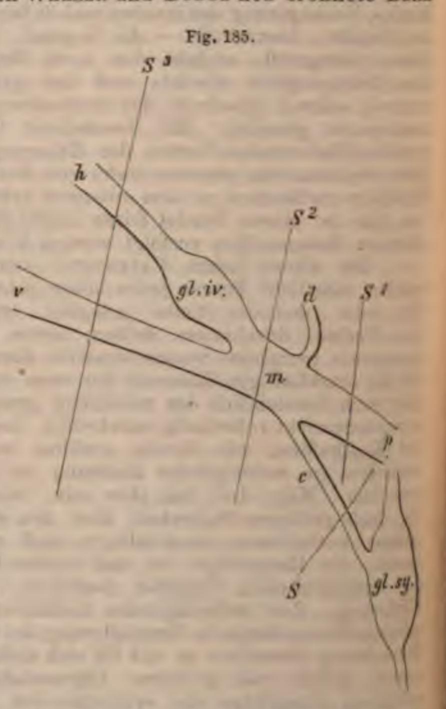
Die ältere Lehre VALENTINS,[3] seine sogenannte *lex progressus*, nach
cher sämtliche Fasern jedes höher gelegenen *ram. communicans* zwei oder
i oder mehrere tiefer gelegene sympathische Ganglien in absteigen-
n Verlauf durchsetzen sollten, bevor sie ebenfalls wieder in tiefer ent-
ingende periphere Sympathicusäste überträten, ist hiernach zum mindesten
die markhaltigen Elemente der *rami communicantes* aufzugeben. Sie scheint
r auch hinsichtlich der marklosen grauen Elemente dieser Verbindungsäste
nigstens nicht vollständig zuzutreffen, insofern die grauen Verengerungsnerven
Kopfgefäfse, wie bereits erwähnt wurde, im Halsteile des Sympathicus
eifellos in aufsteigender Richtung zu ihrem peripheren Innervationsgebiet
ziehen. Möge dem nun aber sein, wie es wolle, möge die Anatomie auch
noch gröfserer Sicherheit über den streckenweisen Verlauf der im Grenz-
nge enthaltenen markhaltigen und marklosen Nervenfasern entscheiden
nen, die Hauptfrage, ob und welche Beziehungen zwischen denselben und
sympathischen Ganglien bestehen, erfährt dadurch keine wesentliche
derung. Zur befriedigenden Aufklärung dieses wichtigsten Punktes reicht
nbar die mechanische Zergliederung des Grenzstrangs und die mikroskopische
rachtung desselben an und für sich nicht aus, sondern bedarf es andrer Hilfs-
tel, welche mit gröfserer Allgemeinheit und gröfserer Bestimmtheit die
ulären Ursprünge der sympathischen Nerven aufzudecken geeignet sind.
solches besitzen wir aber in der überraschenden und wichtigen Beobachtung
LLERS und BUDGES, aus welcher hervorgeht, dafs ein durchschnittener Nerv
h Ablauf einiger Zeit in seinem peripheren Stücke eigentümlich entartet,
rend der mit den Zentralapparaten in Zusammenhang gebliebene Stumpf
nerlei Veränderungen seiner histologischen Beschaffenheit erleidet. Allerdings
te sich bald, dafs die Stätten, von denen die zur normalen Erhaltung der
venfasern notwendigen Impulse ihren Ursprung nehmen, mit einem Worte
Nutritionszentren, nicht immer mit denjenigen gangliösen Vorrichtungen,
che unter normalen Verhältnissen entweder an die mit ihnen verbundenen
venfasern Erregungsimpulse entsenden oder von denselben empfangen, kürzer
gedrückt mit den eigentlichen Funktionszentren, identisch zu sein brauchten
wurden doch von WALLER[4] die Nutritionszentren der sensibeln Rückenmarks-
zeln, welche letzteren ihre psychischen und reflektorischen Funktionszentren

---

[1] ONODI, *Arch. f. Anat. u. Entwicklungsgesch.* 1884. p. 145.
[2] GASKELL, *Proceedings of the physiological society.* 1885. 14. Febr.
[3] VALENTIN, *De functionibus nervorum.* Bernae 1839.
[4] WALLER, vgl. dieses Lehrbuch. Bd. I. p. 554, u. KUETTNER, *De origine nervi sympath.*
ram. Dissert. Dorpati 1854.

bekanntlich die einen im Grofshirn, die andern in *medulla spinalis* und *medulla oblongata* haben, in den Intervertebralganglien (*gl. iv.* Fig. 185) aufgefunden; nichtsdestoweniger wäre es aber offenbar als ein grofser Fortschritt zu begrüfsen, wenn es gelänge, auf dem bezeichneten Wege über die Lage auch nur der sympathischen Nutritionszentren ins klare zu kommen. Prüfen wir nun von diesem absichtlich eingeschränkten Gesichtspunkt aus die Arbeiten der zahlreichen Forscher, welche die durch Waller und Budge neu eröffnete Bahn für die Erkenntnis des Sympathicusverlaufs nutzbar zu machen bemüht gewesen sind, so sehen wir das Hauptaugenmerk aller in richtiger Erkenntnis des wesentlichsten Bedürfnisses den *rami communicantes* und ihren nächsten Nachbarn zugewandt. Denn wo sollten auch die eventuellen Beziehungen zwischen Rückenmark und Sympathicus deutlicher zutage treten als gerade in den letzterwähnten Sympathicuszweigen, welche brückenähnlich von dem einen Nervengebiete zum andren hinüberführen? So genau nun aber auch der Angriffspunkt fixiert ist und so leicht es scheint, über An- oder Abwesenheit degenerierter Nervenfasern zu entscheiden, so schwankend zeigen sich die Ergebnisse, zu welchen die verschiedenen Beobachter gelangt sind.[1] Der erste, welcher die Frage nach der Abhängigkeit des Sympathicus vom Rückenmark mittels der Degenerationsmethode zu beantworten suchte, war Waller selbst. Er durchschnitt bei Fröschen den gemischten Nervenstamm *m* bei S^2 (Fig. 185) und konstatierte alsdann nach Ablauf einiger Monate eine Entartung des peripheren Stumpfs, welche fast sämtliche Elemente des letzteren bis auf ein kleines dem *ram. communicans* entsprechendes Faserbündel zerstört hatte. Nach Waller hätte man also anzunehmen, dafs mindestens die nutritiven Zentren der *rami communicantes* in den sympathischen Ganglien der Grenzstränge enthalten wären, ein Schlufs, zu welchem auch die ähnlich angelegten Versuche Kuettners[2], eines seiner Nachfolger, führten. Kuettner überzeugte sich zunächst davon, dafs beim Frosch die im *ram. communicans* verlaufenden Fasern an der Einsenkungsstelle dieses in den gemischten Rückenmarksnerven sich teils peripherisch teils zentral wenden, und ermittelte ferner, dafs drei Monate nach der Durchtrennung des *ramus communicans* bei *S* die Fasern des mit dem sympathischen Ganglion verbundenen Stumpfs sämtlich normale Beschaffenheit zeigten, diejenigen des mit dem Spinalnerven zusammenhängenden

Fig. 185.



[1] Vgl. Vulpian, *Leçons sur les fonct. du syst. nerv.* 1866, u. *Leçons sur l'appareil vasomoteur.* Paris 1874. p. 186. — François-Franck, *Physiol. expérimentale; travaux du laboratoire de* M. Marey. Année 1875. Paris 1876. d. 172.

[2] Kuettner, *De origine nervi sympath. ranarum.* Dissert. Dorpati 1854. Vgl. Schiffs *Kritik in d. Prager Vierteljahrschrft.* 1855. Bd. XLVII. p. 17, u. Schiffs *Lehrb. d. Physiol.* Jahr 1858—59. p. 366.

Stumpfs sämtlich entartet waren, ebenso auch alle feinen Fasern des gemischten Nervenstamms bei *m* und bei *p* (Fig. 185); in den Wurzeln *v* und *h* vermochte er hingegen weder normale noch degenerierte feine Fasern aufzufinden und stellt das Vorkommen solcher von Bidder und Volkmann für spezifisch gehaltener Nervenröhren bezüglich der Wurzeln überhaupt in Abrede. Weiter durchtrennte Kuettner den Spinalnerven S^2 und läfst erstens in Übereinstimmung mit Waller die danach eintretende Degeneration sowohl einzelne Bündel feiner Fasern innerhalb des stark entarteten peripheren Stumpfs als auch die Nervenfasern des *ramus communicans*, und ferner den Ergebnissen seiner ersten Versuchsreihe gemäfs die Elemente der Wurzeln *v* und *h* verschonen. In einer letzten Versuchsreihe wurden endlich rechts beide Wurzeln, links nur die hintere Wurzel des neunten Sakralnerven bei S^3 durchschnitten und nach Ablauf der erforderlichen Zeit gefunden, dafs weder die dünnen Fasern des *ramus communicans* noch diejenigen des gemischten Nervenstamms *m* irgend welche pathologische Veränderung erlitten hatten. Kuettner schliefst daher allgemein, dafs alle im *ramus communicans* enthaltenen Fasern aus dem sympathischen Ganglion entspringen, diejenigen von ihnen aber, welche nach dem Eintritt in den Spinalnerven sich zentral wenden, weder zu den Zellen des Spinalganglions noch zum Rückenmark, sondern, in den Dorsalast des Spinalnerven *d* übergehend, peripherisch verlaufen. Mufs hiernach also anerkannt werden, dafs Wallers Anschauung nicht ohne Bestätigung geblieben ist, so mufs doch auch betont werden, dafs eine gröfsere Zahl von Forschern auf Grund der nämlichen Versuchsmethode ganz abweichende Ergebnisse erlangt und demgemäfs ganz entgegengesetzte Schlufsfolgerungen gezogen hat. Schiff[1] räumt allerdings nach Versuchen an Hunden ein, dafs in den Ganglienstümpfen der durchschnittenen *rami communicantes* wenigstens einzelne Fasern ihr normales Aussehen bewahrten, und glaubt deshalb, dafs die Bauchganglien des Grenzstrangs eine erhaltende Wirkung auf manche der ein- und austretenden Nervenfasern ausüben, Courvoisier[2] aber, welcher an Fröschen und Kaninchen experimentierte, gesteht nicht einmal soviel zu, sondern ist der Ansicht, dafs die wenigen normalen Fasern im peripheren Stumpfe des durchtrennten *ram. communicans* aus entfernteren Abschnitten der Grenzstränge herstammten. Es käme also der aus diesen Daten zu entnehmende Schlufs darauf hinaus, dafs jedenfalls die Mehrzahl der Grenzstrangfasern in einem engen Abhängigkeitsverhältnis zu den grofsen Zentralapparaten des sogenannten animalen Nervensystems steht, eine befriedigende Erklärung über die Bedeutung der Nervenzellen in den sympathischen Ganglien aber von anatomischem Standpunkte aus nicht gegeben werden kann.

So steht die Frage nach dem Ursprunge des Sympathicus. Wenn wir im vorhergehenden immer nur den an die Rückenmarksnerven sich anschliefsenden Teil der Grenzstränge berücksichtigt haben, so liegt der Grund dafür lediglich in der gröfseren Einfachheit und Übersichtlichkeit der anatomischen Verhältnisse desselben; rein äufserliche Abweichungen beiseite gelassen gilt das Gesagte auch für den an die Hirnnerven sich anlehnenden, mit denselben durch Kommunikationsäste verbundenen Kopfteil des Sympathicus.[3] Namen und Weg der Verbindungsäste lehrt die Anatomie. Wie weit dieselbe hinter den Ansprüchen der Physiologie, welche den funktionellen Zusammenhang von Hirn und Rückenmark einerseits und Sympathicus anderseits längst aufser Zweifel gestellt hat, zurückbleibt, bedarf keiner Auseinandersetzung.

Besser als die zentrale Endigungsweise des sympathischen Nerven ist die periphere bekannt. Denn obschon bei weitem nicht alle Innervationsbezirke

---

[1] Schiff, *Lehrb. d. Physiologie.* Lahr 1858—59. p. 119.

[2] Courvoisier, *Arch. für mikroskop. Anat.* 1866. Bd. II. p. 40. Vgl. Gianuzzi, *Ricerche eseguite nel Gabin. di Fisiol. d. R. università di Siena* 1871—72. Siena-Roma 1872.

[3] Vgl. Schiff, *Lehrb. d. Physiol.* Lahr 1858—59. p. 119. — Courvoisier, *Arch. f. mikrosk. Anat.* 1866. Bd. II. p. 40. — W. Krause, *Hdb. d. menschl. Anat.* III. Aufl. Hannover 1876. Bd. I. p. 478.

mit gleicher Sorgfalt durchforscht worden sind, so ist doch wenigstens für die glatte Muskulatur der Blase und namentlich der Blutgefäfse festgestellt worden, dafs die äufsersten Ausläufer der sie versorgenden Nervenfasern nach Bildung eines oft sehr engmaschigen Geflechts mit den einzelnen glatten Muskelzellen in innigste Berührung treten[1], und mindestens für das Froschmesenterium ist gezeigt worden, dafs die dasselbe versorgenden sensibeln Elemente des Sympathicus nach vielfach gewundenem Verlauf als nackte Achsencylinder mit freien Enden zugespitzt aufhören.[2] Ein ganz besonderes Interesse darf endlich die Einschiebung zahlloser kleiner Ganglien in die periphere Nervenausbreitung gewisser vom Sympathicus versorgten Eingeweide beanspruchen. So wurde von REMAK die Anwesenheit mikroskopischer Ganglien in den Bronchien, in der Magenwand, im Uterus und in der Harnblase konstatiert, dann aber vor allem durch MEISSNER der Nachweis eines gangliösen Nervennetzes, *plexus submucosus*, in der Submucosa des gesamten Darmtraktus geführt. REMAK, BILLROTH, MANZ und KOLLMANN bestätigten und erweiterten diese Beobachtung. MANZ wies aufserdem entsprechende Ganglien bei Vögeln in den Ausführungsgängen der Drüsen (Ureter-, Ei- und Samenleiter, *ductus choledochus* und *pancreaticus*) nach.[3] Endlich wurde von AUERBACH[4] noch ein zweites gangliöses Nervennetz zwischen Ring- und Längsfaserschicht der Darmmuskulatur entdeckt und dem *plexus submucosus* MEISSNERS als *plexus myentericus* zur Seite gestellt. Es ist hier nicht der Ort, ausführlich auf die histologischen Details einzugehen, wir erwähnen nur die Hauptpunkte, von denen freilich die für die Physiologie wichtigsten zum teil noch streitig oder unklar sind. Die wesentlichen Elemente der in Rede stehenden Ganglien sind Nervenzellen mit denselben allgemeinen Charakteren wie anderwärts; die Hauptfrage ist natürlich die nach Zahl und Bestimmung ihrer Fortsätze, welche letztere an der Mehrzahl der Zellen mit voller Bestimmtheit nachweisbar sind. Der Übergang der Zellenfortsätze in Nervenfasern ist mit derselben Sicherheit konstatiert, wie z. B. bei den Zellen der Spinalganglien; aber über Zahl und Bestimmung der von den Zellen ausgehenden Nervenfasern sind die verschiedenen Beobachter noch nicht einer Meinung. Halten wir uns an die Ganglien der Darmwand, so beschreibt MEISSNER zahlreiche bipolare Zellen und zwar teils solche, deren Fortsätze diametral gegenüber liegen, welche also in den Verlauf von Primitivfasern eingeschoben sind, teils solche, deren zwei Fortsätze nebeneinander von derselben Stelle entspringen und nach derselben Richtung, meist nach dem Zentrum des Ganglions, verlaufen, wo sie sich der speziellen Verfolgung leicht entziehen. Aufserdem fand MEISSNER Zellen, welche von zwei gegenüberliegenden Polen je zwei Nervenfasern entliefsen. MANZ fand nur ausnahmsweise mehr als einen Fortsatz, und dann waren die Fortsätze stets nach einer Seite gerichtet. KOLLMANN glaubt sich überzeugt zu haben, dafs auch multipolare Zellen vorhanden sind. Obwohl nun in dieser Beziehung die Angaben verschieden lauten, und kein Beobachter imstande gewesen ist, ein bestimmtes Gesetz über den zentripetalen oder zentrifugalen Verlauf der aus den Zellen kommenden Primitivfasern aufzustellen, so sind doch alle darüber einig, dafs in den Ganglien neue nach der Peripherie gehende Fasern entspringen. MANZ führt dafür als unzweideutigen Beweis die Thatsache an, dafs man sehr häufig, wo ein Ganglion im Verlauf eines Nervenstämmchens liegt, durch direkte Zählung mehr aus- als eintretende Nervenfasern nachweisen kann, eine Thatsache, die auch KOLLMANN bestätigt. So wichtig dieses Faktum ist, so verlangt

---

[1] Vgl. dieses Lehrb. Bd. I. p. 625, u. GSCHEIDLEN, *Arch. f. mikrosk. Anat.* 1877. Bd. XIV. p. 321; RANVIER, *Cpt. rend.* 1878. T. LXXXVI. p. 1142.

[2] E. CYON, *Arb. a. d. physiol. Anstalt zu Leipzig.* 1868. p. 104.

[3] REMAK, *Arch. f Anat. u. Physiol.* 1844. p. 463, 1858. p. 189, *Amtl. Ber. über die Versamml. d. Naturforscher u. Aerzte zu Wiesbaden.* 1852. p. 183. — G. MEISSNER, *Ztschr. f. rat. Med.* 1856. N. F. Bd. VIII. p. 364. — BILLROTH, *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1857. p. 148. — MANZ, *Ber. d. naturforsch. Ges. zu Freiburg.* 1857. p. 68 u. 163. — KOLLMANN, *Ztschr. f. wiss. Zool.* 1860. X. p. 413.

[4] AUERBACH, *Ueber d. plexus myentericus.* Breslau 1862.

doch die Physiologie noch nähere Aufschlüsse, um die Bedeutung der Ganglien hypothetisch angeben zu können. Vor allen Dingen fragt es sich, ob dieselbe Ganglienzelle, welche Fortsätze, also Nervenfasern, nach der Peripherie schickt, nur Fortsätze dieser einen Art besitzt, oder noch mit einem anderweitigen versehen ist, welcher sie mit den nervösen Zentralorganen sei es des Rückenmarks, sei es des Hirns in Verbindung setzt. Ist ersteres der Fall, möge die Nervenzelle nun einen, zwei oder mehrere peripherische Äste entsenden, dann wird derselben die Bedeutung eines selbständigen peripherischen Zentralorgans kaum abzusprechen und die Unabhängigkeit der aus ihr entspringenden Nerven von dem Cerebrospinalzentrum zu einer Gewifsheit erhoben sein, welche die unbedingten Vertreter der unbedingten Abhängigkeit des sympathischen Systems von Hirn und Rückenmark schwerlich entkräften oder in ihrem Sinn interpretieren können. Entlassen dagegen die Ganglienzellen des Sympathicus je einen zentralwärts und je einen zur Peripherie ziehenden Nervenfaden, dann bleibt die Funktion der Zelle so zweifelhaft wie die aller bipolaren in den Verlauf der Nervenfasern eingeschobenen Nervenzellen. Weiter fragt es sich, ob eine oder mehrere Nervenfasern von je einer Zelle nach der Peripherie abgehen. Das Vorkommen dieser Ganglien in Geflechten glatter Muskulatur weist darauf hin, dafs sie zu der eigentümlichen Thätigkeitsform derselben, den sogenannten peristaltischen Bewegungen, in funktioneller Beziehung stehen. Entspringt nun von einer Zelle überhaupt nur eine Faser und zwar eine peripherische, so müssen wir vermuten, dafs diese Zellen die Herde der motorischen Erregung für die betreffenden Muskelfasern sind; entspringen mehrere peripherische Fasern von ihnen, so können sie entweder alle einem Zweck dienen, alle motorisch sein, oder, was wahrscheinlicher ist, ein Reflexsystem darstellen, in welchem die einen zentripetalleitende sensible, die andern zentrifugalleitende motorische Nervenbahnen repräsentieren. Steht endlich eine Zelle mit einer zentralen und mehreren peripherischen Fasern in Verbindung, so bleibt zweifelhaft, ob die Zelle nur einen Apparat zur Vervielfältigung der Bahnen, oder ein Zentralorgan darstellt, welches, einer Nervenzelle im Vorderhorn der grauen Rückenmarksubstanz analog, einerseits Ursprungsorgan motorischer Fasern ist, anderseits Anastomosenfasern mit andern Zentralherden entläfst und Reflexfasern in sich aufnimmt. Die Realisierung des letzteren Schemas im Darm erscheint vom Standpunkt der Physiologie als ein Postulat wegen der Thatsache, dafs Hemmungsnerven sich zum Darm begeben, deren hemmende Wirkung auf die Darmbewegung einen entsprechenden Mechanismus voraussetzt, wie wir ihn für die Hemmungsnerven des Herzens oder der Reflexbewegungen im Rückenmark erörtert haben. Wir haben diese Fragen mit ihren hypothetischen Antworten angedeutet, um zu zeigen, wieviel für die Physiologie von der sicheren histologischen Erforschung des Verhaltens der fraglichen Ganglien abhängt.

§ 145.

Verrichtung des Gangliennervensystems. Die Funktionslehre des Sympathicus zerfällt in eine allgemeine und eine spezielle; jene hat die Leistungen, zu welchen derselbe im allgemeinen befähigt ist, zu beleuchten, diese die Beziehungen bestimmter Äste und Provinzen zu einzelnen Organen und Prozessen zu beschreiben. Beide Teile sind noch unvollkommen erschlossen. Besonders gehemmt wird die Ausbildung einer exakten Funktionslehre des Sympathicus durch die überall entgegentretende Schwierigkeit,

selbständige Leistungen der Gangliennerven und solche, welche auf mittelbarer Beihilfe des Cerebrospinalorgans beruhen, streng auseinander zu halten.

Schon bei der ersten Frage: **besitzt das sympathische Nervensystem die Fähigkeit, Empfindungen zu vermitteln?** stoſsen wir auf Bedenken und Unsicherheit.[1] Es unterliegt keinem Zweifel, daſs die von sympathischen Fasern versorgten Teile empfindlich sind, allein noch ist nicht entschieden, ob diese Fasern in den Ganglien endigen, also in diesen ihre Empfindungsapparate haben, oder ob sie sich direkt oder indirekt zum Rückenmark und Gehirn fortsetzen und dort erst auf Empfindungsapparate wirken. In älterer Zeit hat man über die Thatsache gestritten, ob von den Ästen oder Ganglien des sympathischen Systems aus Schmerz erregt werden könne; man hielt sich hauptsächlich an die Ergebnisse der direkten Reizung dieser Teile, nach welcher einige Beobachter Schmerzenszeichen vermiſsten, andre solche wahrnahmen. Durch die Beobachtungen von FLOURENS, BRACHET, J. MUELLER, LONGET u. a. ist die Hervorrufung von Schmerzen durch Reizung der Ganglien, oder der *rami communicantes*, oder der peripherischen Äste des Sympathicus unzweifelhaft konstatiert. Allein es bedurfte kaum dieser Versuche, da die intensiven Schmerzen, welche die Krankheiten gewisser vom Sympathicus versorgter Eingeweide mit sich bringen, unzweideutig beweisen, daſs Erregung sympathischer Fasern Empfindungen vermittelt. Die durch den Sympathicus direkt oder indirekt erzeugten Empfindungen unterscheiden sich aber in mehrfacher Beziehung wesentlich von den durch cerebrospinale Fasern hervorgerufenen. Erstens fehlen in der Sphäre des Sympathicus vollständig alle Sinnesempfindungen; weder Tastempfindungen können von den Oberflächen, in denen er sich ausbreitet, zustande kommen, noch zeigt sich eine Andeutung jener zu den Sinnesempfindungen gezählten Muskelgefühle in den organischen Muskeln, welche er mit Fasern versorgt. Die Darmschleimhaut nimmt die Berührung der Ingesta, erhöhte oder erniedrigte Temperatur nicht wahr, die intensivsten peristaltischen Bewegungen des Darms bleiben unempfunden, geschweige daſs wir aus etwaigen Empfindungen Vorstellungen von Richtung und Gröſse der Bewegungen erhielten. Gemeingefühl, Schmerz ist die einzige Empfindungsqualität, welche durch die Bahn des Sympathicus zum Bewuſstsein gebracht wird. Zweitens verhält sich aber auch dieses Gemeingefühl nicht ganz dem von der Haut aus erzeugten gleich. Es scheint zu seiner Entstehung intensiverer Reize zu bedürfen, aber auch zwischen Intensität des Reizes und Schmerzes nicht jene Proportionalität zu

---

[1] LONGET, *Anat. u. Physiol. d. Nervensyst.* übers. v. HEIN, Leipzig 1849. Bd. II. p. 484. — VOLKMANN, R. WAGNERS *Hdwrtbch.* Bd. II. p. 600.

herrschen, wie bei den Hautnerven. Oft entstehen die heftigsten Schmerzen in den Eingeweiden, ohne daſs irgend eine Ursache nachweisbar ist, während anderseits sogar beträchtliche Zerstörungen in denselben schmerzlos vor sich gehen; die Eingeweide werden durch Geschwülste oder den schwangeren Uterus oder krankhafte Wasseransammlungen in der Bauchhöhle oft hochgradig komprimiert, ohne daſs schmerzhafte Empfindungen sich zeigen. Vom teleologischen Gesichtspunkt aus läſst sich mit VOLKMANN die auſserordentlich niedrigstehende Sensibilität des Sympathicus leicht erklären; eine fortwährende Mitteilung der Zustände unsrer vegetativen Organe an die Seele durch Empfindungen und zwar Sinnesempfindungen wäre eine zwecklose „Überladung des Sensoriums." Freilich könnte man von diesem Gesichtspunkt aus auch an der Zweckmäſsigkeit der heftigen Schmerzen, der einzigen sensiblen Leistung des Sympathicus, Zweifel erheben.

Es fragt sich nun: wie und wo kommen diese Empfindungen zustande? Für diejenigen, welche von vornherein dem Sensorium unbedingt seinen ausschlieſslichen Sitz im Gehirn anweisen, kann es nur eine Antwort geben: die Empfindungen entstehen durch Fortleitung der an der Peripherie des Sympathicus erzeugten Eindrücke zum Gehirn. Die Gründe, auf welche jene Prämisse sich stützt, sind indessen für die Physiologie nicht ausreichend, um gänzlich von der Frage abzustehen, ob nicht auch die von den Ganglien gebildeten Häufchen grauer Substanz fähig sind Empfindungen zu vermitteln. Während wir nach Entfernung des Gehirns Erscheinungen beobachteten, welche sich als Zeichen eines im Rückenmark noch persistierenden Sensoriums deuten lassen und als solche noch nicht widerlegt sind, existiert keine einzige Erscheinung, aus welcher sich ein den Ganglien inwohnendes, von Hirn und Rückenmark unabhängiges Empfindungsvermögen erschlieſsen lieſse. Frösche, welche die Entfernung von Hirn und Rückenmark (bei Erhaltung der *medulla oblongata*) längere Zeit überleben, geben kein Zeichen vorhandener Sensibilität, wobei freilich zu bedenken ist, daſs ihnen auch alle Mittel genommen sind, eine etwa vorhandene Empfindung durch unzweideutige Reaktionen zur objektiven Wahrnehmung zu bringen. VOLKMANN führt gegen ein den eigentlichen Ganglienerven eigentümliches Empfindungsvermögen einen Experimentalbeweis auf: durchschneidet man die Spinalnerven einer Extremität oberhalb der Einsenkung des *ramus communicans*, so daſs dessen mit den Spinalfasern zur Peripherie gehende Fasern unversehrt bleiben, so geht trotzdem die Sensibilität der Extremität vollständig verloren; auch hierbei ist freilich zu bedenken, daſs dieser Beweis nur eben für die den Rückenmarksnerven beigemischten Fasern des Sympathicus Geltung hat, nicht aber für die vom Grenzstrang direkt zu den Eingeweiden tretenden. Ein weit besserer Experimentalbeweis wäre der, wenn nach Durchschneidung der *rami communicantes* der Verlust aller Sensibilität in den vom Sympathicus

versorgten Teilen unzweifelhaft dargethan wäre. Dieser Beweis ist aber wegen der Mangelhaftigkeit der Prüfungsmittel für Verlust oder Fortbestehen der Empfindung in jenen Teilen bei Tieren schwerlich zu liefern. VOLKMANN und die Mehrzahl der Physiologen berücksichtigen die Möglichkeit, daſs in den Ganglien endigende sympathische Fasern in denselben eine Empfindung erzeugen könnten, wie die Fasern des Trigeminus in der grauen Hirnsubstanz, gar nicht, und stellen daher die Frage nur so: sind es cerebrospinale, dem Sympathicus beigemengte Fasern, welche die Empfindungen in seiner Sphäre erzeugen, oder kommen letztere dadurch zustande, daſs sympathische Fasern ihre Erregung an cerebrospinale abgeben? Die Antwort hierauf ist, je nach der anatomischen Anschauung über das Verhältnis beider Systeme, verschieden ausgefallen. Die Antwort ist einfach für diejenigen, welche einen direkten Faserverkehr zwischen dem Gangliennervensystem und dem Cerebrospinalorgan annehmen und Fasern der vorderen und hinteren Spinalwurzeln durch den *ramus communicans* in die Bahn des Sympathicus übertreten lassen; schwer für diejenigen, welche, wie KUETTNER, eine solche Kommunikation unbedingt in Abrede stellen. Letzteren bleibt nur die einzige Möglichkeit, den Übergang der zentripetalen Erregungen sympathischer Fasern auf cerebrospinale durch die sogenannte Querleitung geschehen zu lassen, ein Erklärungsmittel, welches aus früher besprochenen Gründen unbedingt zu verwerfen ist. VOLKMANN hält gewissermaſsen die Mitte zwischen beiden Erklärungen. Er erachtet die aus den Ganglien entspringenden Fasern für unfähig zur Vermittelung von Empfindungen, und läſst letztere, so weit sie sich im gesunden Zustande in der Sphäre des Gangliennervensystems zeigen, durch die demselben beigemengten cerebrospinalen Fasern erzeugt werden. Für die ausgebreiteten und heftigen Schmerzen aber, welche in Krankheiten auftreten, hält er die wenigen beigemischten cerebrospinalen Fasern nicht für genügend und meint daher, daſs in Krankheiten die sympathischen Fasern insofern selbst sensibel werden, als sie die Fähigkeit erlangen, ihre Erregung durch Querleitung auf cerebrospinale zu übertragen. Er stützt sich hierbei auf die Beobachtung BRACHETS, daſs vom Sympathicus versorgte Teile erst dann Sensibilität zeigen sollen, wenn infolge wiederholter Reizung entzündliche Röte in denselben entstanden ist. Im gesunden Zustande glaubt er die Querleitung in diesem Sinne darum nicht annehmen zu dürfen, weil in diesem Zustande vom Sympathicus aus keine oder nur spärliche Reflexbewegungen in den vom Rückenmark und Hirn aus innervierten willkürlichen Muskeln hervorgebracht werden. Zu dieser Annahme zweier wesentlich verschiedener Leitungswege für die sensibeln Eindrücke im gesunden und im kranken Zustande fehlt jeder stichhaltige Grund. Weder die Intensität noch die Ausdehnung der Schmerzen kranker Eingeweide darf als solcher gelten, erstere nicht, weil wir keine Grenze der

Gemeingefühlsintensität kennen, welche durch eine oder wenige Fasern erreicht, aber nicht überschritten werden könnte, letztere nicht, weil die Ausbreitung des Schmerzgefühls im Bereiche von Organen, denen ein genauer Ortssinn abgeht, kein Kriterium für die Zahl der erregten Fasern abgeben, aufserdem aber auch eine gröfsere Ausbreitung der Empfindung von der Irradiation der ursprünglich durch eine Faser zugeleiteten Erregung in den Zentralorganen herrühren kann.

Aller Wahrscheinlichkeit nach ist dem Sympathicus ein selbständiges Empfindungsvermögen abzusprechen; er vermittelt Empfindungen durch seinen anatomischen Zusammenhang mit den Empfindungsherden des Cerebrospinalorgans.

Wir wenden uns zu den motorischen Verrichtungen des Gangliennervensystems. Dafs die Ganglien in ihren Nervenzellen selbständige motorische Erregungsapparate besitzen, durch welche sie auch ohne Beihilfe von Hirn und Rückenmark Kontraktionen der von ihnen versorgten Muskeln erzeugen können, ist ein ebenso wohlberechtigter physiologischer Satz, als dafs anderseits auch vom Hirn und Rückenmark aus motorische Erregungen in der Bahn des Sympathicus hervorgerufen werden. Vorzugsweise scharf erwiesen wird das selbständige motorische Vermögen peripherer zum Sympathicus in Beziehung stehender Ganglien durch das bekannte Verhalten des ausgeschnittenen Herzens, welches vermöge der in seine Substanz eingebetteten motorischen Zentralapparate in normalem Typus und Rhythmus fortschlägt und von den Grenzsträngen aus die früher (p. 187) erwähnten Accelerationsnerven empfängt. Es gibt aber auch noch andre Beweise. Die Muskelwände der Eingeweide, des Darms, der Ureteren, der Tuben, des Uterus zeigen nach Zerstörung von Hirn und Rückenmark dieselben peristaltischen Bewegungen, wie bei Anwesenheit des Cerebrospinalorgans. Mögen diese Bewegungen nun Ursachen haben, welcher Art man will, ihr Zustandekommen ist kaum zu denken ohne die Existenz nervöser Zentralorgane, welche entweder „automatisch" den Anstofs zur Bewegung entwickeln oder ihn von anderswoher, also reflektorisch, empfangen. Dafs die motorischen Leistungen des Sympathicus hingegen auch wiederum unter der Botmäfsigkeit des Cerebrospinalorgans stehen, erhellt ebenso unbestreitbar aus dem bereits öfter hervorgehobenen Umstande, dafs Bewegungen aller vom Sympathicus innervierten Organe, der Iris, des Magens und Darms, soweit letztere beiden nicht vom Vagus abhängen, ferner des Uterus, der Blase und der *vasa deferentia* auch durch Reizungen der verschiedensten Hirn- und Rückenmarkspartien ausgelöst werden können, aufserdem aber noch daraus, dafs die vasomotorischen Nerven des Sympathicus zweifellos vom Rückenmark, der *medulla oblongata* und dem Grofshirn aus in Thätigkeit versetzt werden.

So viel über das motorische Vermögen des Sympathicus experimentiert und diskutiert worden ist, so viel wichtige Punkte sind doch bei genauerer Analyse noch völlig unklar. Zunächst ist die Natur und Entstehungsweise des motorischen Prinzips streitig. Als ausgemacht darf angesehen werden, dafs keine sympathische Faser, weder die direkt von den Ganglien peripherisch laufenden, noch die von diesen aus in die Bahn der Spinalnerven übertretenden, noch die aus dem Hirn und Rückenmark selbst herstammenden durch den Willen erregt wird. Die Teile, welche lediglich von sympathischen Ästen versorgt werden, sind nicht willkürlich beweglich; die sympathischen Fasern, welche mit den Spinalnerven zu den quergestreiften Muskeln gehen, haben nichts mit deren Kontraktion zu thun; diese Muskeln werden vollkommen gelähmt, wenn man die betreffenden Spinalnerven oberhalb des Zutritts der *rami communicantes* (bei S² Fig. 185) durchschneidet, und Reizung der letzteren selbst regt überhaupt keinen quergestreiften Muskel zu einer Kontraktion an. Die sympathischen Fasern der *rami communicantes* können daher auch nicht einmal eventuell unwillkürliche Kontraktionen willkürlicher Muskeln vermitteln. Den Willen ausgeschlossen bleiben also nur zwei Entstehungsarten der in motorischen Sympathicusfasern auftretenden Thätigkeitszustände übrig: entweder sind sie automatische oder reflektorische, d. h. entweder entwickelt sich in den Ursprungszellen der sympathischen Bewegungsfasern infolge irgend welcher örtlich einwirkender Reizursachen ein Erregungsvorgang, der seinerseits die Thätigkeit jener Fasern auslöst, oder dieser Erregungsvorgang ist das Resultat der Übertragung einer an der Peripherie gesetzten Erregung auf die motorischen Fasern durch die Ganglienzellen. Sicher ist, dafs reflektorische Bewegungsphänomene in der Sphäre des Sympathicus in ausgedehntem Mafse vorkommen, für eine grofse Anzahl andrer Bewegungen dagegen läfst sich eine primäre zentripetale Erregungsleitung nicht nachweisen, wenn auch nicht bestimmt widerlegen. Erklärt man diese für automatisch, so mufs man sich wenigstens bewufst sein, dafs mit dem Begriff der Automatie durchaus keine nähere Erklärung der Entstehung der Erregung verbunden ist, wie wir schon bei Erörterung der Herz- und Atembewegungen besprachen. In vieler Beziehung den letzteren analog verhalten sich aber die Bewegungen des Darmrohrs, dessen Ganglienplexus (*plexus submucosus, plexus myentericus* s. o. p. 280) höchst wahrscheinlich denjenigen des Herzens physiologisch gleichwertig zu erachten sind. Die im Vagus verlaufenden Fasern, deren Reizung, wie wir sahen, Bewegungen des Magens, Dünndarms und des Anfangs des Dickdarms bedingt, ferner die aus dem Rückenmark hervortretenden, den Grenzstrang durchsetzenden sympathischen Fasern, welche in der Bahn des Splanchnicus zum Dünndarm, im *plexus mesentericus inferior* zum unteren Abschnitt des Dickdarms ziehen und im erregten Zustande die von ihnen versorgten

bteilungen des Darmtraktus ebenfalls zu peristaltischer Bewegung
ranlassen können[1], sind sicher nicht die einzigen, wahrscheinlich
cht einmal die wichtigsten Bahnen der die Darmkontraktion
dingenden motorischen Impulse. Sie setzen nur die motori-
hen Zentren der Darmwandungen mit andern in Rücken-
ark und Gehirn gelegenen in leitende Verbindung; ihre Erregung
wirkt nicht direkt eine Kontraktion der Darmmuskulatur, sondern
ft zunächst die Thätigkeit der Darmganglien hervor, welche letztere
st die eigentlichen motorischen Darmnerven abgeben; sie verhalten
ch also gerade so wie die vom Hirn in den weifsen Strängen des Marks
rablaufenden Leitungsfasern der Willensimpulse, welche die Thätig-
it der motorischen Nerven des Rumpfs und der Extremitäten auch
ır unter Vermittelung zwischeneingeschalteter Ganglienapparate, eben
r im Markgrau verteilten Ganglienzellen, auslösen.

Den wichtigsten Grund für die vorgetragene Theorie der Darm-
wegung bildet die Thatsache, dafs eine regelmäfsige peristaltische
ewegung auch an dem von allen äufseren Nerveneinflüssen be-
eiten Darm ablaufen kann, wie die anhaltenden peristaltischen Kon-
aktionen desselben bei getöteten Tieren trotz völliger Zerstörung
ɔn Rückenmark und Gehirn, namentlich aber diejenigen exstirpierter
armstücke beweisen. Wir wiederholen, solche komplizierte, bei
langel aller bekannten direkten Muskelreize in mehr oder weniger regel-
läfsiger Folge entstehende und vergehende Bewegungen sind ohne
ie Mitwirkung von Nervenzentren ebensowenig denkbar, als die ana-
ge Bewegung des Herzens; ihre Fortdauer selbst nach Ausschneidung
er betreffenden Organe zwingt uns daher, diese Zentren in der
armwandung wie in der Herzwandung selbst zu suchen. Von
elcher Natur die Thätigkeit der Darmganglien ist, entzieht sich
eilich jeder bestimmten Erklärung; nur eine allgemeine Vorstellung
äfst sich nach Analogie der über die Aktion der Herzganglien
errschenden Anschauung formen. Der Anstofs zu einer peristalti-
chen Bewegung kann von einer bestimmten Stelle des Darmrohrs aus
ahrscheinlich auf doppeltem Wege erfolgen, einmal dadurch, dafs
entripetalleitende (Reflex-) Fasern gereizt werden, welche ihrerseits
riederum Erregungszustände in den mit ihnen nächst verbundenen
langlienzellen und schliefslich in den von diesen abgehenden moto-
ischen Nervenfasern hervorrufen; zweitens aber auch vielleicht durch
rgend ein die motorischen Ganglienzellen direkt erregendes Agens.
Die successive Weiterleitung dieser zuvörderst örtlich beschränkten
Thätigkeit wird wahrscheinlich durch nervöse Anastomosen der Gang-
lienzellen vermittelt, welche die Erregung in ähnlicher Weise von
einer Region auf die andre übertragen, wie die primär in Erregung

---

[1] C. LUDWIG u. KUPFFER, *Wien. Stzber.* Math.-natw. Cl. 1857. Bd. XXV. p. 580. — O. NASSE, *Beiträge zur Physiol. der Darmbeweg.* Leipzig 1866. — S. MAYER u. v. BASCH, *Wien. Stzber.* Math.-natw. Cl. II. Abth. 1870. Bd. LXII. p. 811.

versetzten Vorhofsganglien die ihrige durch solche Kommunikationsbahnen den Ventrikelganglien mitteilen und so das Fortschreiten der Kontraktion vom Vorhof zum Ventrikel bedingen. ENGELMANNS[1] Ansicht, daſs die peristaltische Bewegung durch eine Querleitung von Muskelzelle zu Muskelzelle zustande komme, müssen wir aus dem früher (Bd. II. p. 115) angegebenen Grunde vorderhand auf sich beruhen lassen. Die peristaltischen Bewegungen der Därme werden durch alle möglichen Eingriffe hervorgerufen, welche geeignet sind die Blutzirkulation innerhalb der Darmwandungen zu erschweren oder gar aufzuheben, im stärksten Grade durch Hemmung des arteriellen Blutzuflusses nach Unterbindung der gut isolierten Bauch- oder Brustaorta, in weniger ausgesprochenem Maſse durch Erschwerung des Blutabflusses nach Zuklemmen der *vena portarum* oder der *vena cava inferior*.[2] Was die Natur des Reizes angeht, welcher sich unter den genannten Umständen in den Wandungen der Eingeweide entwickelt, so hat man sich nach einigem Schwanken jetzt ziemlich allgemein dahin geeinigt, daſs seine Quelle in den veränderten Stoffwechselvorgängen zu suchen und vorzugsweise auf die so viele gangliöse Zentren mächtig erregenden Einflüsse des Sauerstoffmangels und der Kohlensäureanhäufung (s. p. 199) sowohl in den erregten Gewebsteilen selbst als auch in dem ihnen benachbarten stagnierenden Blute zurückzuführen sei. Den Angriffspunkt des dyspnoëtischen Reizes müssen aber jedenfalls Teile der Darmwand, wahrscheinlich also die gangliösen Plexus derselben, bilden. Denn einerseits versagen die oben bezeichneten Eingriffe in ihrer darmbewegenden Wirkung nicht, wenn man zuvor die nervösen Verbindungsbahnen zwischen Cerebrospinalorgan und Darm der Versuchstiere durchtrennt hat, anderseits dürfte auch für die wurmförmigen Bewegungen ausgeschnittener Darmstücke keine andre Ursache als der in ihnen ablaufende Erstickungsvorgang aufzufinden sein. O. NASSE hatte daher völlig das richtige getroffen, als er die nach Unterbrechung des Darmkreislaufs eintretenden peristaltischen Kontraktionen den allgemeinen Muskelkrämpfen verglich, welche man bei warmblütigen Tieren nach KUSSMAULS und TENNERS Versuchen jederzeit durch Absperrung des arteriellen Blutzuflusses zu den gangliösen Zentren der *medulla oblongata* hervorzurufen vermag. Noch schärfer als für den Erstickungsreiz läſst sich für gewisse Gifte darthun, daſs die starke Vermehrung der Peristaltik, welche man nach ihrer Einführung in den Blutkreislauf wahrnimmt, auf Reizung peripherer im Darme selbst gelegener Elemente beruht. Die heftigen wurmförmigen Bewegungen, welche z. B. nach Einführung von Nikotin

---

[1] TH. W. ENGELMANN, PFLUEGERS *Arch.* 1869. Bd. II. p. 243, 1871. Bd. IV. p. 33.

[2] SCHIFF, *Lehrb. d. Physiol.* Lahr 1858—59. p. 105; DONDERS, *Lehrb. d. Physiol.*, übers. v. THEILE. Leipzig 1859. p. 306. — BROWN-SÉQUARD, *Gaz. méd. de Paris.* 1851. p. 645. — KRAUSE, HEIDENHAINS *Stud. d. physiol. Instituts zu Breslau.* II. Hft. Leipzig 1863. p. 31. — O. NASSE, *Beitr. z. Physiol. d. Darmbewegungen.* Leipzig 1866. — S. MAYER u. v. BASCH, *Wiener Sitzber.* Math.-natw. Cl. II. Abth. 1870. Bd. LXII. p. 811.

s Blut auftreten, werden nicht aufgehoben durch Vagusdurch-
hneidung, wohl aber durch Absperrung des vergifteten Bluts
m Darmrohr selbst, während sie anderseits nach direkter Injektion
s Gifts in die Mesenterialgefäſse in Form eines wahren Tetanus
h zeigen. Nach der Analogie der erwiesenen reizenden Wirkung
s Nikotins auf die Nervenzellen andrer motorischer Zentren ist
ch für den Darm sicher zu schlieſsen, daſs dessen Ganglienzellen
Angriffspunkte der Giftwirkung sind. Ebenso bildet die auſser-
lentlich gesteigerte Reizbarkeit des Darms, welche man an mit
ium oder Curare vergifteten Tieren beobachten kann, ein voll-
ndiges Analogon zu dem Verhalten des Rückenmarks nach
ychninvergiftung, sie ist eben lediglich der Ausdruck einer er-
hten Fähigkeit der betreffenden Nervenzellen die Erregung von
tripetalen auf motorische Fasern zu übertragen.

Ganz ähnlich wie mit den Darmbewegungen verhält es sich
ner mit den Bewegungen andrer vom Sympathicus versorgter
torischer Apparate, vor allem des Uterus und der Tuben, der
eteren, der *vasa deferentia*, der Drüsenausführungsgänge
erhaupt. Auch an diesen Organen treten unabhängig von Hirn
d Rückenmark, selbst unabhängig von den Ganglien des Grenz-
angs, regelmäſsige peristaltische Bewegungen auf, deren bloſse Er-
heinung die Anwesenheit besonderer nervöser Einrichtungen von
ngliösem Charakter in den betreffenden Organen beweist, mag es
n der Histologie geglückt sein solche Apparate in ausreichendem
aſse aufzufinden oder nicht.[1] Daſs dieselben ebenso wie die Darm-
nglien in leitender Verbindung mit dem Cerebrospinalorgan stehen,
t zweifellos, da Uterus und *vas deferens* auch durch elektrische
eizung des Rückenmarks zu Kontraktionen veranlaſst werden
nnen; daſs sie mit den Darmganglien ferner auch die
igenschaft teilen durch Blutabsperrung und durch Nikotin
regt zuwerden, ist mindestens für den Uterus direkt zu zeigen
lungen.[2]

Die groſse Ähnlichkeit in der Art der Bewegungen des Herzens,
r Därme, des Uterus und der Drüsenausführungsgänge, sowie in
r Thätigkeitsweise ihrer Nervenzentren, lieſs, nachdem die Existenz
nes Hemmungsnervensystems für das Herz festgestellt war, ein
lches auch für die übrigen Organe als äuſserst wahrscheinlich
raussetzen. Für den Darm war dasselbe entweder in der Bahn
s Vagus oder eines der vom Sympathicus an ihn abgegebenen
ämme zu suchen. Da die Unwirksamkeit des Vagus in dieser
ziehung sich schon aus den früheren Beobachtungen ergab, lag
r Gedanke an den *nerv. splanchnicus* am nächsten. Die Bestätigung

---

[1] Vgl. Th. W. ENGELMANN, PFLUEGERS *Arch.* 1869. Bd. II. p. 243. — L. DOGIEL, . *f. mikroskop. Anat.* 1878. Bd. XV. p. 64, u. TH. W. ENGELMANN, ebenda. p. 255.

[2] SPIEGELBERG, *Ztschr. f. rat. Med.* III. R. 1857. Bd. II. p. 1. — O. NASSE a. a. O.

dieser Voraussetzung verdanken wir indessen erst PFLUEGER[1], welcher den experimentellen Nachweis führte, daſs Tetanisieren der Splanchnici oder der Gegend des Rückenmarks, welche mit denselben durch die *rami communicantes* in Verbindung steht, im Gange begriffene peristaltische Bewegungen augenblicklich sistiert. Öffnet man bei einem lebenden Kaninchen die Bauchhöhle, so steht der heftig in Bewegung geratene Dünndarm augenblicklich still, wenn man die Elektroden des Induktionsapparats in einiger Entfernung voneinander auf die Brustwirbel anbringt; derselbe Erfolg tritt ein, wenn der tetanisierende Strom auf das peripherische Ende des bloſsgelegten und durchschnittenen *nervus splanchnicus* wirkt. Das thatsächliche Ergebnis der PFLUEGERschen Versuche ist nur von wenigen Forschern[2] in Frage gezogen, von den meisten[3], welche eine Nachprüfung unternommen haben, und denen wir uns unbedingt anschlieſsen müssen, in allen wesentlichen Punkten bestätigt worden. Differenzen haben dagegen hervorgerufen die ferneren Behauptungen PFLUEGERS, daſs der gereizte Splanchnicus einzig und allein einen hemmenden Einfluſs, unter keinen Umständen aber einen anregenden auf die Darmbewegungen ausübe, und daſs die erstere Wirkung als echte Hemmungswirkung im Sinne der zwischen Vagus und Herz bestehenden Beziehung anzusehen sei. Was zunächst die angezweifelten motorischen Eigenschaften des Splanchnicus angeht, so sind als Gewährsmänner für dieselben aus früherer Zeit LONGET und HEIN[4], in der Zeit nach PFLUEGER besonders LUDWIG und KUPFFER, SCHIFF, O. NASSE, S. MAYER und v. BASCH[5] zu nennen. LONGET und HEIN sahen nach chemischer Reizung des Sonnengeflechts (*plexus solaris*) oder der Splanchnici den ruhenden Dünndarm in Bewegung geraten, LUDWIG und KUPFFER vindizieren auf Grund ihrer Versuche dem Splanchnicus ein doppeltes Vermögen, ein die Darmbewegung beschwichtigendes, wie PFLUEGER zuerst nachgewiesen, und ein dieselbe anregendes, wie er es geleugnet hatte; in Übereinstimmung mit älteren von LUDWIG und HAFFTER[6] ausgeführten Experimenten aber, aus welchen hervorgegangen war, daſs Reizung der Splanchnici am lebenden Tiere ohne allen motorischen Effekt auf die Darmmuskulatur blieb, lassen sie die excitomotorische

---

[1] E. PFLUEGER, *De nervor. splanchnicor. functione.* Dissert. Berolini 1855; *Monatsber. der Kgl. Akad. d. Wiss. zu Berlin.* 1855. p. 498; *Über das Hemmungsnervensyst. für die peristaltischen Beweg. d. Gedärme.* Berlin 1857; *Unters. aus d. physiol. Laborat. zu Bonn.* Berlin 1865. p. 50.

[2] BIFFI, *Ricerche esper. sul sistem. nerv. arrestat. del tenue testino.* Milano 1857.

[3] KOELLIKER, *Arch. f. pathol. Anat.* 1856. Bd. X. p. 20. — O. FUNKE, dieses Lehrb. IV. Aufl. 1866. Bd. II. p. 766. — KUPFFER u. LUDWIG, *Wien. Stzber.* Math.-natw. Cl. 1857. Bd. XXV. p. 580 u. *Ztschr. f. rat. Med.* III. R. 1857. Bd. II. p. 357. — W. HEIN, *Arch. für physiol. Heilk.* N. F. Bd. I. p. 261. — SPIEGELBERG, *Ztschr. f. rat. Med.* III. R. 1857. Bd. II. p. 44. — VULPIAN, *Leçons sur l'appareil vasomoteur.* Paris 1874. T. I. p. 470 u. fg.

[4] LONGET, *Anat. u. Physiol. d. Nervensyst.*, übers. von HEIN. Leipzig 1849. Bd. II. p. 53[illegible]

[5] LUDWIG u. KUPFFER, O. NASSE, S. MAYER u. V. BASCH a. a. O. — SCHIFF, MOLESCHOTTS *Unters. z. Naturl.* 1860. Bd. VI. p. 201 (232).

[6] LUDWIG u. HAFFTER, *Ztschr. f. rat. Med.* N. F. 1853. Bd. IV. p. 322.

Wirkung der Splanchnici nur nach dem Tode der Tiere hervorreten, nur dem absterbenden Nerven also zukommen. In ähnlicher Weise sprechen sich die übrigen von uns hier genannten Beobachter us und, wiewohl sie alle zugeben, daſs der kontraktionerregende Einfluſs der Splanchnici keineswegs immer deutlich ist und oft sogar u fehlen scheint, will doch niemand von ihnen den von PFLUEGER ehegten Verdacht teilen, daſs in den Versuchen LUDWIGS und HAFFTERS eine unbeabsichtigte Mitreizung der Brustvagi stattgefunden abe. Um die jedenfalls auffällige Inkonstanz der Versuchsrgebnisse zu erklären, sind verschiedene Wege eingeschlagen worden. SCHIFF, welcher der irrigen Auffassung huldigte, daſs die von ED. WEBER entdeckte Hemmungswirkung des Herzvagus auf einer Erchöpfung des überreizten Nerven beruhe, war bemüht, die gleiche rrige Anschauung auch für den Splanchnicus durchzuführen. Demgemäſs erkannte er den letzteren zwar als motorischen Darmnerven n, versah ihn jedoch zugleich mit dem Prädikat einer ungemein roſsen Ermüdbarkeit und leitete daraus ab, daſs der Splanchnicus ur bei schwacher elektrischer Reizung unter günstigen Umständen len ruhenden Darm in Bewegung setzen könnte, bei stärkerer Reizung aber infolge seiner schnellen Erschöpfung den in Konraktion begriffenen zur Erschlaffung brächte. Der wechselnde Erfolg der Splanchnicusreizung sollte also dem unberechenbaren Schwankungen unterworfenen Erregbarkeitszustande dieses Nerven ur Last fallen. Eine Kritik der SCHIFFschen Deutung kann füglich nterbleiben, da niemand mehr daran denkt, Hemmungswirkungen durch Ermüdungsvorgänge zu erläutern. Eine ganz andre und vielleicht sogar die allein zulässige Erklärung hat O. NASSE von den schwankenden Effekten der Splanchnicusreizungen gegeben. Ihm zufolge enthält der Splanchnicus zweierlei Fasern entgegengesetzter Funktion, Hemmungsnerven und motorische Darmnerven, d. h. solche, welche wie der Vagus oder wie diejenigen des *plexus mesentericus inferior*, wahrscheinlich durch Einwirkung auf die Darmganglien, indirekt peristaltische Bewegungen hervorrufen. Im Leben überwiegt bei gleichzeitiger Reizung beider die Wirkung der erregten Hemmungsfasern, ja selbst die durch Vagusreizung erzeugten Darmbewegungen werden bei gleichzeitiger Splanchnicusreizung unterdrückt, wodurch also die oben erwähnte Vermutung PFLUEGERS direkt widerlegt wäre. Nach dem Tode dagegen erlischt die Erregbarkeit der hemmenden Fasern (nach anfänglicher Steigerung) früher als die der motorischen, so daſs die Wirkung der letzteren die Oberhand gewinnt.

Gehen wir nun zu der Frage über, wie der Splanchnicus die Darmbewegung hemmt, so muſs vor allem konstatiert werden, daſs eine vollständig durchgearbeitete theoretische Anschauung darüber noch fehlt. Am meisten für sich hat indessen die Vermutung derjenigen, welche mit PFLUEGER die Hemmungswirkung des erregten Splanchnicus der des Herzvagus analog setzen und also der Meinung

sind, dafs gewisse Fasern des ersteren auf die im erregten Zustande befindlichen Darmganglien einen beruhigenden Einflufs ähnlicher Art ausüben, wie gewisse Fasern des letzteren auf die excitomotorischen Herzganglien. Nichtsdestoweniger darf jedoch nicht verschwiegen werden, dafs die Bedeutung des Splanchnicus als eines echten Hemmungsnerven des Dünndarms von einigen Seiten in Zweifel gezogen worden ist. Von dem Versuche SCHIFFS, den Splanchnicus als einen motorischen Nerven von aufserordentlicher Ermüdbarkeit darzustellen, und von der auf diese hypothetische Eigenschaft basierten Ermüdungstheorie ist bereits die Rede gewesen. Dieselbe hat nur noch ein historisches Interesse. Es bleibt nur übrig, der Anschauungen von BONSDORFF[1], S. MAYER und v. BASCH kurz zu gedenken, welche die Beschwichtigung der Darmbewegungen durch den gereizten Splanchnicus nicht durch besondere Hemmungsfasern, sondern durch die demselben beigeschlossenen gefäfsverengenden Nervenröhren vermitteln lassen. Alle drei legen das Hauptgewicht darauf, dafs die Thätigkeit der letzteren eine Austreibung des in den Darmgefäfsen enthaltenen Bluts bedingen mufs. Während BONSDORFF aber die Darmganglien durch den Blutmangel gelähmt werden läfst, verteidigen MAYER und v. BASCH die Ansicht, dafs mit der Entfernung des Bluts die reizenden Agenzien der Darmganglien beseitigt werden, immerhin ist also nach der Auffassung beider Parteien die durch Splanchnicusreizung zu erzielende Darmruhe eine mittelbare Folge der Darmanämie. Prüft man indessen diese vasomotorische Hypothese, wie wir sie der Kürze halber nennen wollen, etwas näher, so kann nicht entgehen, dafs sie der PFLUEGERschen Hemmungshypothese an Wert nachsteht. Denn offenbar bleibt nach BONSDORFF unerklärt, weshalb blutleere ausgeschnittene Darmstücke ebenfalls sehr lebhafte peristaltische Bewegungen zeigen können, und MAYER und v. BASCH übersehen wiederum, dafs die dyspnoëtischen Reizstoffe des Blutes nicht direkt im Blute, sondern aufserhalb der Gefäfswandungen in den Geweben ihren ersten Ursprung haben, die Entfernung von Erstickungsblut aus den Darmgefäfsen also auf die Kohlensäureanhäufung und den Sauerstoffmangel der Parenchymsäfte ohne jeden Einflufs ist. Es scheint uns daher, dafs die PFLUEGERsche Hemmungshypothese, ganz abgesehen von der Bestätigung, welche sie durch die an einem andren Orte (s. o. p. 221) von uns besprochene Hemmungswirkung des Vagus auf die Cardia des Magens erhalten hat, den zu erklärenden Thatsachen besser als irgend eine andre Rechnung trägt und folglich auch den Vorzug vor allen andern verdient.

Eine besondere Betrachtung müssen wir noch der grofsen Klasse der in der Bahn des Sympathicus verlaufenden vasomotorischen, d. h. der vasokonstriktorischen, gefäfsverengenden, und

---

[1] BONSDORFF, *Ztschr. f. rat. Med.* 1869. III. R. Bd. XXXVI. p. 15.

der vasodilatatorischen oder gefäßserweiternden Nerven widmen, zusammenstellen, was wir bisher nur zerstreut an vielen Orten über sie berichtet haben, und manches nachholen. Der Stand unsres Wissens hinsichtlich der gefäßsverengenden Nerven läßt sich durch folgenden Lehrsatz ausdrücken. Die vasokonstriktorischen Nervenröhren entspringen in der grauen Substanz des Rückenmarks, vorzugsweise aber in derjenigen des verlängerten Marks, verlaufen von da (mit Ausnahme des an gewisse Kopfnerven sich anschließenden Teils) wahrscheinlich in den Seitensträngen der weißen Substanz durch das ganze Rückenmark bis zum Lendenmark herab, um während dieses Verlaufs successive durch die vorderen Wurzeln zumeist mit den *rami communicantes* in die Bahn des Sympathicus überzutreten, in geringerer Menge aber mit den Spinalnerven peripheriewärts zu verlaufen. Ihre Fasern begeben sich zu den Wänden der Arterien als motorische Nerven der ringförmig angeordneten glatten Muskeln derselben, so daß ihre Erregung eine Kontraktion der letzteren, mithin eine Verengerung des Gefäßlumens bedingt. Es befinden sich diese Nerven während des Lebens dauernd im Zustand des Tonus, d. h. mäßiger kontinuierlicher Erregung, deren Intensität durch verschiedene Umstände, hauptsächlich auf reflektorischem Wege, entweder erhöht oder vermindert, beziehentlich gänzlich aufgehoben werden kann; die Folgen des vermehrten oder verminderten Tonus der vasokonstriktorischen Nerven zeigen sich in der sinkenden oder steigenden Blutfülle und Temperatur der von den betreffenden Arterien versorgten Körperprovinzen.

Den Ausgangspunkt aller Beobachtungen über gefäßsverengende Nerven bildet die für Physiologie und Pathologie gleich folgenreiche Entdeckung Cl. Bernards[1], daß Durchschneidung des Sympathicus am Halse neben den schon besprochenen Bewegungsstörungen der Pupille konstant eine Temperaturerhöhung auf der entsprechenden Seite des Kopfes bewirkt. Die Differenz, an den Ohren oder in den Nasenhöhlen beider Seiten gemessen, beträgt bei Hunden, Katzen, Pferden, Kaninchen 3—6° C., sie erhält sich in etwas geringerem Grade wochenlang, ja bis ins unbegrenzte fort; in sehr warmen Räumen kann sie durch Erhöhung der Temperatur der gesunden Seite mehr oder weniger ausgeglichen werden, in kalten Räumen sinkt die Temperatur der verletzten Seite langsamer, als die der andren. Bernard ermittelte ferner, daß auf der verletzten Seite durch eine merkliche Erweiterung der Arterien eine stärkere Füllung derselben und der Kapillaren eintritt, daß dagegen Reizung des obersten Halsganglions das Gegenteil bewirkt,

[1] Cl. Bernard, *Cpt. rend. de la Société de biologie* 1851. p. 163; *Cpt. rend.* 1852. T. XXXIV. p. 472; *Gaz. méd. de Paris.* 1852. p. 75 u. 256; *Rech. expériment. sur le grand sympath.* etc. Paris 1854; *Cpt. rend.* 1853. T. XXXVI. p. 414 u. 632; *Gaz. méd. de Paris.* 1853. p. 71; *Leçons sur la physiol. et la pathol. du système nerv.* Paris 1858. T. II. p. 469; *Cpt. rend.* 1862. T. LV. p. 228 u. 381; *Journ. de la physiol.* 1862. T. V. p. 383.

Verengerung der Gefäſse und Erniedrigung der Temperatur; nach dem Aufhören des Reizes stellen sich die früheren umgekehrten Verhältnisse wieder ein.

Diese interessanten Beobachtungen sind von zahlreichen Forschern bestätigt worden, und haben zu einer groſsen Menge von Einzelarbeiten, denen hier selbstverständlich nur die hervorragendsten Thatsachen entlehnt werden können, den Anstoſs gegeben. So wurde von BROWN-SÉQUARD[1], welcher bereits früher unabhängig von CL. BERNARD den gefäſsverengenden Einfluſs der Halssympathicusreizung aufgefunden hatte[2], gezeigt, daſs Galvanisieren der von den sympathischen Bauchganglien zu den Arterien der Hinterextremitäten gehenden Nervenäste denselben Einfluſs auf das Gefäſslumen habe, und daſs eine einfache Vermehrung des Blutzuflusses zum Kopfe die nämlichen Wirkungen wie die Sympathicusdurchschneidung ausüben könne. Eine besonders wichtige Ergänzung erhielten aber die schönen Versuche CL. BERNARDS zunächst durch J. BUDGE[3], welcher nachwies, daſs die sympathischen Nervenfasern, deren Durchschneidung die von dem groſsen französischen Physiologen beschriebenen Erscheinungen hervorruft, aus dem Rückenmarke zum Halsstrange des Sympathicus übertreten, und zwar aus eben der Region der *medulla spinalis* hervorgehen, welche auch den bei weitem gröſsten Teil der pupillendilatierenden Nervenfasern zum Halsstrange entläſst und daher von BUDGE mit dem Namen des *centrum cilio-spinale* belegt wurde (s. o. p. 89). Entfernt man eine Seitenhälfte des Rückenmarks vom vorletzten Hals- bis zum dritten Brustwirbel, so erhöht sich in kurzer Zeit die Temperatur des Ohrs derselben Seite um 5° C., und der gleiche Erfolg tritt auch ein, wenn man die betreffenden vorderen Wurzeln allein für sich, nicht aber wenn man nur die zugehörigen hinteren Wurzeln durchtrennt.

BUDGES Angaben haben vielfach Zustimmung gefunden, bedürfen jedoch insofern einer Einschränkung, als die gefäſsverengenden Nerven des Kopfes gerade so wie die pupillenerweiternden Nerven zwar im Bereich der *regio cilio-spinalis* aus dem Rückenmark heraustreten, nicht aber in letzterem entspringen. Die Erregungszentren beider Nervenarten liegen vielmehr nach den unstreitig richtigen Beobachtungen SCHIFFS, SALKOWSKIS, HENSENS und VOELCKERS'[4] (s. o. p. 89 u. unt. p. 298) höher aufwärts in der *medulla oblongata*; Hals- und oberstes Brustmark, und zwar die Seitenstränge[5] beider, stellen

---

[1] BROWN-SÉQUARD, *Cpt. rend.* 1854. T. XXXVIII. p. 72 u. 117.

[2] BROWN-SÉQUARD, *Philadelphia medical examiner.* August 1852.

[3] J. BUDGE, *Cpt. rend.* 1853. T. XXXVI. p. 377 u. 575; *Med. Vereinszeitg.* 1853. p. 149; *Über d. Beweg. d. Pupille.* Braunschweig 1854. p. 118. — Vgl. dazu auch WALLER, *Cpt. rend.* 1853. T. XXXVI. p. 378.

[4] SCHIFF, *Unters. z. Physiol. d. Nervensyst.* etc. Frankfurt a/M. 1855. p. 198 u. fg. — E. SALKOWSKI, *Ztschr. f. rat. Med.* III. R. 1867. Bd. XXIX. p. 167. — HENSEN u. VOELCKERS, *Arch. f. Ophthalmol.* 1878. Bd. XXIV. Abth. I. p. 1.

[5] KOWALEWSKY, *Ctrbl. f. d. med. Wiss.* 1885. p. 307.

nur den Weg dar, auf welchem die von jenen Zentren ausstrahlenden Leitungsbahnen sich zunächst von ihrem peripheren Verbreitungsbezirk entfernen, um sich mit dem Halsstrange des Sympathicus nach und nach zu vereinigen und schleifenförmig umbiegend in demselben nach dem Kopfe emporzusteigen. Unbeschadet dieses später notwendig gewordenen Zusatzes war durch BUDGES Untersuchungen immerhin die Herkunft eines Teils der gefäfsverengenden Nervenröhren des Sympathicus aus dem Cerebrospinalorgan entscheidend dargethan worden, und es währte nicht lange, dafs namentlich durch SCHIFF, PFLUEGER, LUDWIG und THIRY der gleiche Nachweis auch für den noch übrigen gröfseren Teil derselben geführt, der abweichenden Anschauung CL. BERNARDS aber, welcher auf Grund seiner Versuche zu dem Ergebnisse gelangt war, dafs diejenigen Fasern, deren Durchschneidung Lähmung der arteriellen Ringmuskeln und dadurch Hyperämie hervorruft, nicht aus dem Cerebrospinalorgan, sondern aus dem Grenzstrange des Sympathicus entspringen, jeder Boden entzogen wurde.

SCHIFF[1] war der erste, welcher sich klar dahin aussprach, dafs sämtliche gefäfsverengende Nerven ihr Zentrum im Rückenmark und Gehirn haben, und von hier aus sogar nur teilweise durch die Ganglien zum Grenzstrange übertreten, zum Teil vielmehr in der Bahn der Cerebrospinalnerven (*m.* Fig. 185) verbleiben. In Übereinstimmung mit BUDGES Erfahrungen fand auch er zunächst, dafs Zerstörung des untersten Halsmarks und des obersten Brustmarks Arterienerweiterung und Temperaturerhöhung, Reizung der nämlichen Markpartien das Gegenteil bewirkt, so lange der Halsstamm des Sympathicus unversehrt ist; Zerstörung des Rückenmarks vom 5. bis 6. Brustwirbel abwärts setzt Temperaturerhöhung beider hinteren Extremitäten, einseitige Zerstörung des Lendenmarks nur Temperaturzunahme des einen und zwar des gleichseitigen Unterschenkels um 5—12°. Weiter erkannte SCHIFF, dafs Durchschneidung des Ischiadicus einer Seite, oder seiner vorderen Rückenmarkswurzeln, Temperaturerhöhung (bis zu 8° C.) der gelähmten Extremität bedingt; hatte er zunächst die Wurzeln durchschnitten, so stieg die erhöhte Wärme noch mehr, wenn er nachträglich den Stamm durchschnitt, ein Beweis, dafs ein Teil der Gefäfsnerven demselben unterhalb der Wurzeln zugeführt wird, zunächst wohl unstreitig durch die *rami communicantes*, mittelbar vielleicht auch aus entfernteren Rückenmarksprovinzen, nicht aber durch die Spinalganglien, da sich kein Unterschied ergab, wenn die Sektion unterhalb oder oberhalb derselben ausgeführt war. In gleicher Weise steigt die Temperatur der vorderen Extremitäten nach Durchschneidung des *plexus brachialis*, und zwar in beträchtlicherem Grade als nach alleiniger Zerstörung des untersten

[1] SCHIFF, *Gaz. hebdomad.* 1854. p. 421; *Unters. z. Physiol. d. Nervensyst. mit Berücksichtigung d. Pathol.* Frankfurt a/M. 1855; *Cpt. rend.* 1862. T. LV. p. 400 u. 425; *Lehrb. d. Physiol.* Lahr 1858—59 an versch. Orten.

Halsknotens und der obersten Brustknoten des Sympathicus. PFLUEGER zeigte, wie schon besprochen, daſs die vorderen Wurzeln die Austrittswege der durch das Rückenmark verlaufenden Gefäſsnerven sind, indem er durch Reizung derselben Kontraktion der betreffenden Arterien bis zum Verschwinden des Lumens bewirkte. Den umfassendsten Beweis für den Ursprung sämtlicher gefäſsverengenden Nerven aus dem Cerebrospinalorgan lieferten endlich die schönen Versuche LUDWIGS und THIRYS, durch welche in erschöpfender Weise konstatiert wurde, daſs Reizung des obersten von der *medulla oblongata* abgetrennten Halsmarks eine direkt wahrnehmbare Verengerung aller in den verschiedensten Körperregionen bloſsgelegten Arterien hervorruft.

Über die Verlaufswege der aus dem Cerebrospinalorgan zu den einzelnen Körperregionen heraustretenden gefäſsverengenden Nervenfasern ist folgendes nachzutragen.

Die gefäſsverengenden Nerven des Kopfes begeben sich zum gröſsten Teile aus der *regio cilio-spinalis* des Rückenmarks zum Halsstrange des Sympathicus, in welchem sie vom untersten Halsganglion an zum obersten und durch letzteres zum *plexus caroticus* gelangen. Neue gefäſsverengende Fasern werden dem *ganglion cervicale suprem.* und mithin dem sympathischen Carotisgeflecht möglicherweise durch die Anastomosen des ersteren mit Vagus, Hypoglossus und den Spinalnerven zugeführt; daſs solche im Ganglion selbst entspringen, was der oben zurückgewiesenen Lehre CL. BERNARDS neue Stützen verleihen würde, muſs für Säugetiere mindestens in Abrede gestellt werden; die Behauptung von LIÉGEOIS und von VULPIAN[1], daſs das *ganglion supremum* der Frösche ein selbständiges tonisches Erregungszentrum für die gefäſsverengenden Fasern der Zunge und die Erweiterungsfasern der Pupille darstellt, hat TUWIM[2] nur für die letzteren, nicht für die ersteren bestätigen können. Nicht alle Verengerungsnerven der Kopfgefäſse entstammen indessen dem Halssympathicus, eine nicht unbeträchtliche Zahl derselben verläuft auch in den Bahnen von Hirn- und Spinalnerven, namentlich des Trigeminus, Facialis, Hypoglossus und der den ersten beiden Cervikalnerven zugehörigen *rami auriculares*; es ist aber kein Gefäſsgebiet des Kopfes nachzuweisen, an dessen Innervation der Halssympathicus gar keinen Anteil hätte, und dies gilt ganz besonders auch für das Gefäſsnetz des Augeninneren[3], speziell der Iris und Chorioidea, welches SCHIFF irrigerweise nur durch den Trigeminus mit gefäſsverengenden Nerven versehen werden läſst. Die gefäſsverengenden Nerven der Baucheingeweide verlaufen fast ausschlieſslich in den *nn. splanchnici*, welche aus dem Bruststrange des Sympathicus hervorgehen, zu einem kleinen Teil, wie es scheint, auch in den Stämmen der beiden *nn. vagi*. Das Rückenmark verlassen sie zwischen 5tem Hals- und 6tem bis 7tem Dorsalwirbel (Vgl. o. p. 293). Über die gefäſsverengenden Nerven der Vorderextremität liegen genaue Untersuchungen von CL. BERNARD, SCHIFF und E. CYON vor. Nach den Beobachtungen des letztgenannten Autors, welche diejenigen seiner beiden Vorgänger teils ergänzen, teils berichtigen, stammen die gefäſsverengenden Nerven der Hundepfote vorzugsweise aus dem *ganglion stellatum* oder *thoracicum primum*, welchem sie von unten her durch den Bruststrang, diesem endlich durch die *rami communicantes* der mittleren Dorsalwurzeln zugeführt werden.

---

[1] LIÉGEOIS, *Cpt. rend. de la Société de biologie.* 1862. p. 71. — VULPIAN, *Leçons sur la physiol. du système nerveux.* Paris 1866. p. 846, u. *Leçons sur l'appareil vasomoteur.* Paris 1874. p. 312 u. ff.

[2] TUWIM, PFLUEGERS *Arch.* 1881. Bd. XXIV. p. 115.

[3] Vgl. E. SALKOWSKI, *Ztschr. f. rat. Med.* 1867. III. R. Bd. XXIX. p. 167. — v. HIPPEL u. GRUENHAGEN, *Arch. f. Ophthalmol.* 1868. Bd. XIV. Abth. 3. p. 219 (239).

Aufserdem scheinen aber auch die Spinaläste des *plexus brachialis* gefäfsverengende Fasern direkt aus dem Rückenmarke zu beziehen, da sich die Vorderextremitäten nach SCHIFF stärker erwärmen, folglich auch stärker mit Blut füllen, wenn der *plexus brachialis* selbst durchschnitten, als wenn nur der unterste Hals- und der oberste Brustknoten des Sympathicus ausgerottet worden ist. Ganz entsprechende Verhältnisse haben sich schliefslich auch für die Hinterextremität der Hunde ergeben, insofern der *n. ischiadicus* zweifellos seine gefäfsverengenden Nervenfasern zum überwiegenden Anteile von den *rami communicantes* des Bauchstrangs mittelbar, zu einem kleineren Anteile aber auch von den vorderen Wurzeln des *plexus lumbo-sacralis*, unmittelbar aus dem Rückenmarke empfängt.[1]

Die pupillendilatierenden Fasern, welche nach GRUENHAGEN (s. o. S. 88) eben gleichzeitig die gefäfsverengenden Fasern der Iris sind, verlaufen den gefäfsverengenden Nervenfasern des Kopfes ganz entsprechend. Auch sie treten aus dem unteren Hals- und oberen Dorsalmark, BUDGES *regio ciliospinalis*, zum Halsstrange über, aus letzterem durch das *ganglion cervicale supremum*, wo sie nach BUDGE durch die Hypoglossusanastomose einen neuen Zuwachs erhalten sollen, zum *plexus caroticus* und schliefslich längs der *Carotis interna* zu den Cilinarnerven. Überdies scheinen aber auch einige wenige pupillendilatierende Fasern auf der Bahn eines Gehirnnerven (nach BESSAU vermutlich des Abducens) zur Iris zu gelangen.[2]

Die nächst zu beantwortende Frage wäre offenbar die: welche Teile des Cerebrospinalorgans sind als die eigentlichen Ursprungsstätten der gefäfsverengenden Nerven anzusehen? Denn aus den bisher mitgeteilten Beobachtungen läfst sich wohl entnehmen, dafs das Rückenmark solche Nerven führt, nicht jedoch, ob sie in demselben ein mit den Eigenschaften eines nervösen Erregungszentrums versehenes Ende erreichen. Jetzt handelt es sich also darum, diejenigen Abschnitte des Cerebrospinalorgans kennen zu lernen, von welchen die tonische Erregung der gefäfsverengenden Nerven ihren Ausgang nimmt und in welchen die normale Thätigkeit derselben auf reflektorischem Wege oder auch durch Reizmittel spezifischer Art, welche nur Zentralapparate, nicht aber die von ihnen ausgehenden Nervenfasern zu erregen imstande sind, gesteigert werden kann. Wie bereits erwähnt, kann für die gefäfsverengenden und pupillendilatierenden Nerven der *regio cilio-spinalis* als erwiesen angesehen werden, dafs die zentralen Enden derselben nicht im Rückenmarke gelegen sind. Denn erstens erweitern sich, wie SALKOWSKI unter GRUENHAGENS Leitung an Kaninchen gezeigt hat, die Ohrgefäfse derselben nicht nur nach Durchtrennung der beiden untersten Halsnerven- und der beiden obersten Dorsalnervenwurzeln, sondern auch nach Durchschneidung des Rückenmarks irgendwo oberhalb des sechsten Halswirbels, und empfangen folglich ihre tonische Erregung weder aus der

---

[1] Vgl. CL. BERNARD, *Cpt. rend.* 1862. T. LV. p. 228, 305 u. 341; *Journal de la Physiol.* 1862. T. V. p. 383. — SCHIFF, *Cpt. rend.* 1862. T. LV. p. 400, 425 u. 462. — LOVÉN, *Arb. a. d. physiol. Anst. zu Leipzig* 1866. p. 1. — E. CYON, ebenda. 1868. p. 62. — FRANÇOIS-FRANCK, *Travaux du laboratoire de M. Marey.* Année 1875. Paris 1876. p. 165 u. 279.

[2] Vgl. HURWITZ, *Über d. Reflexdilatat. d. Pupille.* Dissert. Erlangen 1873. — VULPIAN, *Arch. de physiol. norm. et pathol.* 1874. p. 177; *Leçons sur l'appareil vasomoteur.* Paris 1875. T. I. p. 293; *Gaz. méd. de Paris.* 1878. No. 27. — BESSAU, *Die Pupillenenge im Schlafe und bei Rückenmarkskrankheiten.* Dissert. Königsberg 1879.

regio cilio-spinalis, noch aus dem Cervikalmark; zweitens verursacht Überladung des Bluts mit Kohlensäure nur solange eine Dilatation der Pupille durch Sympathicusreizung, als *medulla oblongata* und *medulla spinalis* miteinander zusammenhängen, nicht mehr aber, wenn beide durch Schnitt voneinander getrennt worden sind, und drittens ist ebenfalls unter GRUENHAGENS Auspizien nachgewiesen worden[1], daſs die Absperrung der arteriellen Blutzufuhr zum Gehirn und zur *medulla oblongata* die Pupille atropinisierter Kaninchenaugen übermaximal erweitert. Die Ursprünge der pupillendilatierenden Nerven, auf welche die Kohlensäure und die Anämie in ihrer Eigenschaft als spezifische Erregungsmittel nervöser Zentralapparate reizend einwirken, befinden sich folglich auch nicht im Rückenmark, sondern oberhalb desselben und zwar nach HENSENS und VOELCKERS' späteren Ermittelungen in dem Grau der Rautengrube nahe dem *aquaeductus Sylvii.*

Viel weittragender waren die Ergebnisse, zu welchen DITTMAR[2] unter LUDWIGS Leitung gelangte. Als Maſs für den Thätigkeitsgrad der gefäſsverengenden Nerven benutzte er den arteriellen Blutdruck, dessen manometrisch leicht zu bestimmende Höhe bekanntlich (s. Bd. I. p. 122) wächst, wenn die Weite des arteriellen Fluſsbetts durch Verkleinerung der Gefäſslichtungen abnimmt, dagegen fällt, wenn sich dieselbe durch Erschlaffung der Gefäſsmuskulatur vergröſsert. Ausgehend von der durch zahlreiche Thatsachen gestützten Erfahrung, daſs elektrische Reizung beliebiger sensibler Nervenstämme durch reflektorische Erregung der gefäſsverengenden Nerven den Blutdruck sehr erheblich empor zu treiben vermag, gelang es ihm durch wohl angelegte und nachträglich mikroskopisch kontrollierte Schnittführungen innerhalb des Reflexfeldes der *medulla oblongata* (s. o. p. 98) bei Kaninchen ein schmales zu beiden Seiten der Raphe gelegenes Gebiet abzugrenzen, dessen unversehrte Erhaltung für das Zustandekommen der reflektorischen Blutdrucksteigerung unerläſslich schien, und welches er daher als das einheitliche Zentrum aller gefäſsverengenden Nerven ansprechen zu dürfen glaubte. Bestätigungen dieser Angabe DITTMARS sind nicht ausgeblieben. Namentlich ist S. MAYER[3] sehr bestimmt für dieselbe eingetreten, hauptsächlich auf Grund der Thatsache, daſs man bei Kaninchen ohne direkte operative Eingriffe in das verlängerte Mark letzteres auch indirekt durch Unterbindung beider Carotiden und Vertebrales, durch eine künstlich herbeigeführte Blutleere also, völlig lähmen kann, und daſs dann die bei intakter *medulla oblongata* niemals fehlende blutdruckerhöhende Wirkung sensibler Nervenreizung sofort vermiſst wird. Indessen wird man trotzdem nicht umhin

---

[1] Vgl. die Litteratur in diesem Lehrbuche. p. 89.
[2] DITTMAR, *Arb. a. d. physiol. Anst. zu Leipzig.* 1873. p. 103.
[3] S. MAYER, *Wiener Stzber.* Math.-natw. Cl. III. Abth. 1876. Bd. LXXIII. p. 85.

können, den von DITTMAR aufgestellten Satz in etwas zu modifizieren. Denn es ist nach den wohl begründeten Erfahrungen von GOLTZ, NUSSBAUM, SCHLESINGER, KABIERSKE, STRICKER, GRUENHAGEN u. a.[1] nicht mehr zu bezweifeln, daſs es auch nach vorheriger Abtrennung der *medulla oblongata* von der *medulla spinalis* gelingt, sowohl durch Reizung sensibler Nerven, welche unterhalb der Durchschneidungsstelle in das Rückenmark eintreten, als auch durch Herbeiführung einer Kohlensäureintoxikation deutliche Blutdrucksteigerungen zu erzielen, deren absoluter Betrag allerdings meist unerheblich ist, aus welchen aber unmittelbar folgt, daſs gefäſsverengende Zentren für beschränkte Arteriengebiete auch in der *medulla spinalis* vorkommen. Erst dann bleiben diese Blutdrucksteigerungen gänzlich aus, wenn man den Versuchstieren das gesamte Cervical- und Dorsalmark zerstört hat, ein Beweis dafür, daſs die gefäſsverengenden Zentren des Rückenmarks in dem Grau desselben bis zum Lendenmark herab zerstreut liegen. In welcher Beziehung die zerstreuten Gefäſszentren des Rückenmarks zu dem mehr lokalisierten Gefäſszentrum des verlängerten Marks stehen, muſs für jetzt dahingestellt bleiben. Einige sind der Ansicht, daſs die ersteren die lokalen, das letztere die allgemeinen Gefäſsreflexe vermitteln, gerade so wie wir auch für die willkürlichen Muskeln gefunden haben, daſs die örtlichen Reflexe derselben durch das Rückenmark, die allgemeinen durch die *medulla oblongata* bedingt werden. Die besprochenen Thatsachen lassen sich aber auch noch ganz wohl mit der andren Meinung in Einklang bringen, daſs in der *medulla oblongata* nur die meisten gefäſsverengenden Nerven, insbesondere diejenigen der Baucheingeweide ihr zentrales Ende finden, in der *medulla spinalis* dagegen nur verhältnismäſsig wenige, sei es für die äuſseren Bedeckungen, sei es für die Muskulatur bestimmte. Endlich muſs auch unentschieden bleiben, ob es mit der von verschiedenen Seiten[2] befürworteten Annahme tonischer gefäſsverengenden Zentren in den Gefäſswandungen selbst seine Richtigkeit hat. Daſs die Gefäſserweiterung, welche man sogleich nach Durchschneidung sämtlicher ein beschränktes Körpergebiet versorgenden cerebrospinalen und sympathischen Nerven eintreten sieht, je nach der untersuchten Tierart teilweise oder ganz rückgängig wird, ist nicht zu bestreiten; leicht zu bestätigen ist ferner, daſs die geschwundene Hyperämie bei sanftem Reiben der gelähmten Gefäſse oder noch auffälliger bei irgendwie herbeigeführter Steigerung der Bluttemperatur wiederkehrt. Hieraus aber auf die Anwesenheit

[1] GOLTZ, *Arch. f. pathol. Anat.* 1864. Bd. XXIX. p. 431. — NUSSBAUM, PFLUEGERS *Arch.* 1875. Bd. X. p. 375. — SCHLESINGER, *Wiener med. Jahrbb.* 1874. p. 1. — KABIERSKE, PFLUEGERS *Arch.* 1877. Bd. XIV. p. 518. — STRICKER, *Wiener Stzber.* Math.-natw. Cl. III. Abth. 1877. Bd. LXXV. S. 136, u. *Wiener med. Jahrbb.* 1876. p. 21. — GRUENHAGEN, PFLUEGERS *Arch.* 1881. p. XXV. p. 251.

[2] CL. BERNARD, *Leçons sur la chaleur animale.* Paris 1876. p. 234. — VULPIAN, *Leçons sur l'appareil vasomoteur.* Paris 1875. T. I. p. 177. — GOLTZ, PFLUEGERS *Arch.* 1874. Bd. IX. p. 174, 1875. Bd. XI. p. 52; GERGENS u. WEBER, PFLUEGERS *Arch.* 1876. Bd. XIII. p. 44.

tonischer Erregungszentren in den Gefäfswandungen zu schliefsen, welche den Kontraktionsgrad der arteriellen Ringmuskeln unabhängig vom Cerebrospinalorgan zu regeln imstande wären, ist mindestens voreilig, da die Erregbarkeitsverhältnisse der glatten Muskulatur noch wenig erforscht sind und daher auch nichts darüber ausgesagt werden kann, ob derselben nicht auch ein selbständiges, von nervösen Einflüssen unabhängiges Reaktionsvermögen gegen reizende Einwirkungen äufserer Art, z. B. das Alkali des Bluts, zukommt.

Der Nachweis gefäfsverengender Zentren im isolierten, von der *medulla oblongata* abgetrennten Rückenmarke ist auf dem Wege manometrischer Messung unter den oben erwähnten Versuchsbedingungen leicht an curarisierten durch künstliche Respiration am Leben erhaltenen Hunden und Katzen, schwieriger an curarisierten Kaninchen zu führen. Denn bei der letzteren Tierart pflegt sowohl die Reizung sensibler Nerven als auch die Kohlensäureintoxikation ihren blutdrucksteigernden Einflufs nach Abtrennung der *medulla oblongata* vom Halsmark sogar der Regel nach einzubüfsen. Der Grund für diese auffällige Abweichung ist indessen sicherlich nur ein äufserlicher und wahrscheinlich in dem rein zufälligen Moment zu suchen, dafs die Bauchgefäfse der pflanzenfressenden Kaninchen ein relativ viel mächtigeres Flufsbett repräsentieren als diejenigen der kurzdärmigen Fleischfresser; werden daher die bereits im obersten Halsmark gelegenen Gefäfsverengerer der Baucheingeweide durchtrennt, so absorbieren die gelähmten und somit erweiterten Bauchgefäfse jener relativ viel mehr Blut als das entsprechende Gefäfsgebiet dieser; es wird folglich auch für das Rückenmark dort relativ weniger Blut verfügbar sein als hier und die durch den operativen Eingriff mittelbar sehr blutarm gemachte *medulla spinalis* der Kaninchen also leichter einer totalen Lähmung durch Anämie anheimfallen als die blutreicher gebliebene der Hunde und Katzen. Wie dem nun aber auch sein möge, mitunter gelingt es, wie Kabierskes Beobachtungen erkennen lassen, auch an Kaninchen beweiskräftige Ergebnisse zu erlangen und fast immer, wenn man mit Schlesinger die Erregbarkeit der gefäfsverengenden Markzentren durch Injektion einer kleinen Quantität von Strychnin künstlich erhöht. In jedem Falle glückt aber folgender von Luchsinger und von Hellweger beschriebener Versuch.[1] Man durchschneidet einem curarisierten Kaninchen das Halsmark dicht an der Schädelbasis, verbindet die geöffnete Carotis der einen Seite mit einem Manometer, dessen Füllung lediglich aus Sodalösung besteht, und unterbricht sodann die künstliche Respiration. Der an und für sich schon nicht sehr beträchtliche Blutdruck sinkt dann allmählich mehr und mehr, die Herzschläge werden seltener und seltener, das Blut färbt sich tiefschwarz. Nimmt man jetzt nach einer Pause von etwa vier Minuten die Atmung wieder auf, so stellt sich auch bald die frühere Frequenz der Herzpulse her, der Blutdruck steigt aber zuerst weit über das vorige Mafs hinaus, um dann erst nach und nach auf den ursprünglichen niedrigen Stand zurückzukehren. Dieses Verhalten des Blutdrucks ist nur aus dem Bestehen einer längere Zeit dauernden Gefäfskontraktion zu erklären, welche während der Erstickung infolge der allzu schnell erlahmenden Herzthätigkeit zu keinem Einflufs auf die Blutspannung gelangen konnte. Dafs die Gefäfskontraktion ihrerseits aber durch die *medulla spinalis* vermittelt worden ist, ergibt sich aus dem gänzlichen Fehlschlagen des beschriebenen Versuchs an Tieren, denen man das gesamte Mark zerstört hat. Vorzugsweise zierlich gestalten sich die Experimente an schwach curarisierten Fröschen, denen man das Herz durch Abtragung des Sternum freigelegt und ein mit Soda- oder 0,6 prozentigen Kochsalzlösung gefülltes Manometer in die eine, am zweckmäfsigsten die rechte, Aorta

---

[1] Luchsinger, Pfluegers *Arch.* 1877. Bd. XVI. p. 510 (524), 1880. Bd. XXII. p. 158 (166). — Hellweger, nach einer im Jahre 1877/78 unter Gruenhagens Leitung angefertigten ungedruckten Dissertationsarbeit. Referat in *Berlin. Klin. Wochenschr.* 1879. p. 649.

ebunden hat. Ohne jede Schwierigkeit überzeugt man sich hierdurch, dafs leisesten Berührungen der Hinterextremitäten ein Ansteigen des Blutdrucks ingen, dafs dieser Effekt auch nach Abtrennung der *medulla oblongata* be- ien bleibt und erst verschwindet, wenn das Rückenmark bis zum siebenten rbel, also dem vorletzten Wirbel der Froschwirbelsäule, entfernt worden ist.[1]

Endlich erwähnen wir noch, dafs STRICKER[2] die Kohlensäureintoxikation ch Vergiftung mit Antiarin, welches ähnlich wie Nikotin ein kräftiges Reiz- tel der gefäfsverengenden Nervenzentren bildet, ersetzt hat. Die mit diesem fahren zu erlangenden Resultate können indessen kaum als ganz zuverlässige eichnet werden, da das Antiarin gerade so wie das Nikotin nicht allein die tralen Ursprünge der gefäfsverengenden Nerven, sondern auch die peripheren ligungen derselben zu erregen vermag. Man findet daher, dafs die mitunter r beträchtlichen Blutdrucksteigerungen, welche beide Gifte nach Einspritzung die Körpervenen thatsächlich auch an Tieren mit abgetrennter *medulla ngata* hervorrufen, in nicht unerheblichem Grade selbst bei ganz marklosen ren auftreten.

Der mächtige Einflufs, welchen die gefäfsverengenden Nerven die Blutverteilung im Körper, mithin also auf die gesamte nährung und das Wärmegleichgewicht ausüben müssen, liegt auf Hand. Wie abhängig derselbe aber wiederum von den Zu- nden der blutbedürftigen Organe selbst ist, lehren vor allem die igen reflektorischen Beziehungen zwischen den gefäfsverengenden rvenzentren und den sensibeln Nerven aller Körperteile. Eine ser Beziehungen, die Erregung, welche man durch Reizung der schiedensten sensibeln Nervenstämme in den Gefäfsverengungs- tren des Cerebrospinalorgans hervorzurufen imstande ist, haben bereits erwähnt, es gibt deren aber noch mehrere. Vor allem ört hierher die Gefäfserweiterung, welche auf Reizung von tripetalleitenden Nerven bald nur in einem beschränkten, bald in n gesamten Gebiete des Körperkreislaufs entstehen kann und sehr gemein aus einer reflektorischen Hemmung des Gefäfstonus lärt, d. h. als ein Reflexhemmungsvorgang, aufgefafst wird. e ersten Versuche darüber rühren von SNELLEN[3] her, welcher für die sibeln Nerven des Kaninchenohrs konstatierte, dafs schmerzhafte izung ihrer zentralen Stümpfe durch Vermittelung von verlängertem rk und Halssympathicus zunächst eine Verengung, sodann eine weiterung der Ohrarterien bedingt. Bewiesen wurde die selb- ndige Natur des Erweiterungsvorgangs jedoch erst von LOVÉN[4], lcher unter LUDWIGS Leitung fand, dafs die Arterienerschlaffung hr häufig der schmerzhaften Nervenreizung unmittelbar folge, ohne n einer vorangehenden Arterienverengung eingeleitet zu werden. eiter glaubte er auch noch aus seinen Untersuchungen entnehmen dürfen, dafs Reizung eines sensiblen Hautnerven eine deutliche

---

[1] GRUENHAGEN, PFLUEGERS *Arch.* 1881. Bd. XXV. p. 251.
[2] STRICKER, *Wiener Stzber.* Math.-natw. Cl. III. Abth. 1877. Bd. LXXV. p. 136.
[3] SNELLEN, *De invloed d. zenuwen op de ontsteking, proefondervindeligh getoetst.* Spec. phys. ug. Utrecht 1857. Einen Auszug davon s. im *Arch. f. pathol. Anat.* 1858. Bd. XIII. p. 107.
[4] LOVÉN, *Arb. aus d. physiol. Anst. zu Leipzig.* 1866. p. 1.

Gefäſsdilatation nur in dem von letzterem selbst versorgten peripheren Verbreitungsbezirk[1], nicht dagegen in ferner gelegenen Gefäſsgebieten des Körpers auslöse. Es ist jedoch durch R. Heidenhains, Ostroumoffs und Gruetzners[2] experimentelle Arbeiten jetzt als festgestellt anzusehen, daſs Reizung eines beliebigen sensiblen Hautnerven allerdings nicht das gesamte Arteriensystem, immerhin aber dasjenige der ganzen Haut und aller Muskeln in den erschlafften Zustand überzuführen vermag, und ferner, daſs das Gefäſssystem der Körpereingeweide unter gleichen Verhältnissen gerade umgekehrt durch Erregung seiner gefäſsverengenden Nervenfasern mehr oder weniger vollkommen zum Verschluſs gebracht wird. Da letzteres bei allen Tierklassen vermöge seines gröſseren Rauminhalts auch den bei weitem gröſsten Bruchteil der gesamten Blutmenge beherbergt, so erklärt sich, weshalb die Reizung sensibler Hautnerven ungeachtet der Verminderung der Stromwiderstände in dem erweiterten Fluſsbette der Cutisgefäſse der Regel nach niemals eine Herabsetzung, sondern stets nur ein Ansteigen des arteriellen Blutdrucks bewirkt. Dieser kann, wie es scheint, bei intakter Herzthätigkeit in erheblichem Grade nur fallen, wenn der Tonus der Eingeweidearterien, namentlich der in der Bauchhöhle eingeschlossenen, aufgehoben wird, und so begreift es sich leicht, woher die Neigung entstanden ist, das gewaltige Absinken des Blutdrucks, welches Goltz[3] bei Fröschen durch mechanische Reizung des bloſsgelegten Magens und Darms, vor allem aber E. Cyon und Ludwig[4] bei Kaninchen durch elektrische Reizung des zentralen Stumpfs eines dem Vagus zugehörigen Nervenstämmchens, des *n. depressor* (s. o. p. 194), erzielten, auf eine reflektorische Lähmung des Tonus der Bauchgefäſse zu beziehen. Es würde hiernach also den zentripetalleitenden Nerven der Haut, deren Reizung die tonische Kontraktion der Eingeweidegefäſse vermehrt, in gewissen zentripetalleitenden, bei verschiedenen Tierarten verschieden verlaufenden Eingeweidenerven eine funktionell gesonderte Gruppe von Gefäſshemmungsnerven gegenüberstehen, deren Reizung gerade umgekehrt den Tonus der Eingeweidearterien auf reflektorischem Wege lähmt.

Eine von den bisher besprochenen sehr verschiedene Art nervöser Beeinflussung des Gefäſstonus findet endlich durch gewisse psychische Affekte statt. Jedermann kennt das Erblassen des Gesichts bei heftigem Erschrecken, das Erröten bei freudigen oder auch zornigen Aufwallungen und unter den Eindrücken der Scham. Physiologisch betrachtet weisen alle diese Thatsachen auf die

---

[1] Lovén, a. a. O. p. 6.

[2] R. Heidenhain, Pfluegers *Arch.* 1870. Bd. III. p. 504, 1872. Bd. V. p. 77. — Ostroumoff, ebenda. 1876. Bd. XII. p. 219. — P. Gruetzner u. R. Heidenhain, ebenda. 1878. Bd. XVI. p. 1. — R. Heidenhain, ebenda. p. 31.

[3] F. Goltz, *Arch. f. pathol. Anat.* 1863. Bd. XXVIII. p. 428, u. *Ctrbl. f. d. med. Wiss.* 1864. p. 625.

[4] E. Cyon und Ludwig, *Arb. a. d. physiol. Anst. zu Leipzig.* 1866. p. 128.

Existenz von Nervenbahnen hin, welche das Grofshirn, den unbestrittenen Herd aller Vorstellungen und der aus letzteren hervorgehenden leidenschaftlichen Regungen, mit der Gefäfsmuskulatur direkt oder indirekt in Verbindung setzen. An einer genauen Ermittelung der in Rede stehenden vasomotorischen Hirnfasern fehlt indessen noch viel. Zwar ist von einigen Seiten behauptet worden, dafs Verletzung bestimmter Abschnitte der Grofshirnrinde stärkere Gefäfsfüllung und Zunahme der Lokaltemperatur in bestimmten Oberflächengebieten des Körpers hervorrufe[1], von andrer Seite wird aber jeder solche Einflufs des Grofshirns geleugnet.[2] Die einzigen Angaben, deren experimentelle Darlegung bisher keinem Zweifel begegnet ist, sind erstens diejenige BUDGES[3], welcher nach elektrischer Reizung der Grofshirnstiele Verengerung aller Körperarterien eintreten sah, und zweitens diejenige AFANASIEFFS[4], welcher fand, dafs die mit der Durchschneidung der Grofshirnstiele verbundene mechanische Nervenreizung eine bald vorübergehende Kontraktion der Ohrarterien bedingt. Richtig, aber ihrer nur auf eine Tierart beschränkten Gültigkeit wegen unverständlich, ist drittens endlich die Thatsache, dafs bei Kaninchen, deren Grofshirn von der *medulla oblongata* abgetrennt oder durch Narcotica in tiefen Schlummer versenkt worden ist, die Reizung sensibler Hautnerven keinen tonussteigernden Einflufs auf die Bauchgefäfse mehr ausübt, sondern nur Gefäfsdilatation der Hautarterien bewirkt. Während sich daher vor Elimination des Grofshirns bei Reizung des zentralen Ischiadicusstumpfs z. B. jederzeit eine sehr bedeutende Zunahme des Blutdrucks manometrisch nachweisen läfst, ist nach Elimination des Grofshirns sehr gewöhnlich das gerade Gegenteil, eine deutliche Abnahme des Blutdrucks, zu konstatieren.[5]

Fragt man nun, welche nähere Vorstellungen man sich von den beschriebenen Reflexvorgängen zu machen hat, so versteht es sich von selbst, dafs dieselben allgemeinen hypothetischen Grundlagen, welche bei der Deutung der früher von uns besprochenen reflektorischen Bewegungserscheinungen Verwertung gefunden haben, auch hier wieder heranzuziehen sind. Wir werden uns demgemäfs zu denken haben, dafs multipolare Ganglienzellen einerseits zentrifugalleitende, gefäfsverengende Fasern nach der Peripherie entsenden, anderseits mit zentripetalleitenden sensibeln Nervenfasern zusammenhängen und die Modifikationen ihrer Erregungszustände, welche durch die letztere Faserklasse in ihnen hervorgerufen werden,

---

[1] EULENBURG u. LANDOIS, *Ctrbl. f. d. med. Wiss.* 1876. p. 260. — HITZIG, ebenda. p. 323.
[2] KUESSNER, ebenda. 1877. p. 821.
[3] J. BUDGE, *Ctrbl. f. d. med. Wiss.* 1864. p. 545.
[4] AFANASIEFF, *Wiener med. Wochenschrift.* 1870. No. 9—12.
[5] Vgl. V. BEZOLD, *Unters. üb. d. Innervat. d. Herzens.* Leipzig 1863. p. 273. — E. CYON, *Mélanges biologiques.* 1869—71. T. VII. p. 757. — R. HEIDENHAIN, PFLUEGERS *Arch.* 1871. Bd. IV. p. 551. 1874. Bd. IX. p. 250. — P. GRUETZNER u. R. HEIDENHAIN, ebenda. 1878. Bd. XVI. p. 52. — LATSCHENBERGER u. DEAHNA, ebenda. 1876. Bd. XII. p. 157.

den ersteren mitteilen. Die reflektorische Steigerung des Gefäſstonus würde sich hiernach einfach aus einer Erregungsübertragung von sensibeln Fasern auf Ganglienzellen und von diesen auf motorische Fasern erklären. Schwieriger zu deuten, weil mehrfacher Auffassung unterworfen, ist aber der Vorgang bei der Reflexhemmung des Gefäſstonus. Hier kommen zweierlei Möglichkeiten in Betracht: erstens besteht die Möglichkeit, daſs die verschiedenen sensibeln Nerven gerade so wie zum Atmungszentrum so auch zu den gefäſsverengenden Zentren verschiedene funktionelle Beziehungen unterhalten, die einen also erregende, die andern hemmende Einwirkungen ausüben, und daſs die Mehrzahl der sensibeln Nervenstämme beide Faserklassen beherbergt, einige, wie z. B. der *n. depressor* des Kaninchens, vorzugsweise Hemmungsfasern führen. Zweitens könnten aber auch alle Nerven, deren Reizung Gefäſserschlaffung bewirkt, ihren Hemmungseinfluſs dem Umstande verdanken, daſs sie mit denjenigen gangliösen Zentren zusammenhängen, von welchen die schon öfters erwähnten gefäſserweiternden Nervenfasern entspringen, d. h. es könnte die Reflexdilatation der Arterien auch durch die reflektorische Erregung zentrifugalleitender Nerven bedingt sein, welche erst an der Peripherie in den Gefäſswandungen selbst die tonische Kontraktion der Arterienmuskulatur aufheben. Die erste Anschauungsweise wird namentlich durch Deahna und Latschenberger[1], die zweite durch R. Heidenhain und seine Schüler Ostroumoff und P. Gruetzner vertreten; Gründe, welche nötigen könnten, ausschlieſslich der einen oder der andren Hypothese beizupflichten, existieren indessen noch nicht, es muſs also die Entscheidung, welche von beiden Parteien im Rechte ist, künftigen Forschungen überlassen bleiben. Jedenfalls ist aber aus dem gesagten klar, daſs der normale Tonus der Gefäſse den mannigfachsten äuſseren Beeinflussungen ausgesetzt ist und eventuell sogar als die Resultante aller der vielfältigen Erregungen angesehen werden könnte, welche gefäſsverengende und gefäſsdilatierende Nerven den Ringmuskeln der Arterien ununterbrochen zuführen. Die letzten Ursachen dieses Tonus könnten hiernach gesucht werden teils in dem chemischen Reiz der Stoffwechselvorgänge, deren erregender Einfluſs auf die Zentren der gefäſsverengenden Nerven namentlich durch die Arterienkontraktion während der Erstickung bewiesen wird, teils in jenen auf dem Wege des Reflexes übermittelten Bewegungsimpulsen, welche psychische Vorgänge und Sinnesreize aller Art in zahlreichen mit den gefäſsverengenden Zentren in Verbindung stehenden Nervenbahnen erzeugen. Wunderbar bleibt jedoch, daſs bei Erregung sympathischer Nerven bisher immer nur Arterien-, niemals Venenkontraktion beobachtet worden ist[2], und ferner, daſs wir nur von einem Arterientonus, nicht aber von einem Venentonus sichere

---

[1] Deahna u. Latschenberger, Pfluegers *Arch.* 1876. Bd. XII. p. 157.
[2] Waller, *Cpt. rend.* 1853. T. XXXVI. p. 378.

nntnis besitzen, während doch auch die Venenwände mit glatter
skulatur ausgestattet sind, welche sicher ebenfalls zur Regulierung
Blutfülle beiträgt. Die einzige experimentelle Thatsache, welche
gunsten eines vom Cerebrospinalorgan beherrschten Venentonus
echen dürfte, wird von Goltz[1] beschrieben. Er sah bei Fröschen,
en Kreislauf durch Unterbindung der Aorta sistiert war, die leeren
nen des Darms und Mesenteriums sich strotzend füllen, als er
Eingeweide durch wiederholtes Klopfen mechanisch reizte.
urde darauf der Kreislauf wiederhergestellt, so verschwand die
erfüllung der Venen allmählich wieder, blieb dagegen bestehen,
nn vorher Gehirn und Rückenmark zerstört war.

Von mehrfachem Interesse sind die bei Fröschen[2], Kaninchen[3] und
dermäusen[4] konstatierten rhythmischen Schwankungen des Gefäfs-
us. Bei Fröschen, an denen sie sich auch nach manometrischen Methoden
hweisen lassen, stehen dieselben, wie wir mit E. Gergens und E. Werber[5]
aupten müssen, entschieden nicht unter der ausschliefslichen Herrschaft des
ebrospinalorgans; etwas anders liegt die Sache bei Kaninchen, deren Ohr-
ifse ihre periodisch wiederkehrenden Lumenschwankungen mindestens auf
gere Zeit einstellen, wenn man die zwischen Gefäfswand und Cerebrospinal-
an bestehenden nervösen Verbindungen durchtrennt. Am genauesten be-
chtet sind die von Schiff entdeckten rhythmisch wechselnden Erweiterungen
Verengerungen, welche an den Ohrarterien der Kaninchen zwar nicht
ner, aber doch sehr häufig ablaufen, von Lauder Brunton[6] aber auch an
ern Arterien dieser Tierart aufgefunden worden sind. Schiff, welcher der
skulatur der ersteren Arterien deshalb die Bedeutung eines accessorischen
terienherzens zuerkannt wissen wollte, sah die von dem gewöhnlichen
sschlage ganz unabhängigen Kontraktionen der Ohrarterien 3—8 mal in
er Minute von kürzer dauernden Erweiterungen unterbrochen eintreten,
tere aber auf Applikation örtlicher Reize sogleich einer dauernden Verengung
tz machen. Ein richtiges Verständnis der in Rede stehenden Erscheinung
rde indessen erst durch eine unter Donders' Leitung ausgeführte Arbeit von
der Beke Callenfels[7] angebahnt. Callenfels bestätigt das Faktum, je-
ch mit einigen Abweichungen. Er beschreibt den Verlauf des Phänomens in
r Art, dafs eine an den Stämmen der Ohrarterien beginnende Erweiterung
ntrifugal auf die kleineren Äste und die Venen fortschreitet und nach
-12 Sekunden ihr Maximum erreicht, um sodann durch eine ebenfalls vom
amm zu den Ästen fortschreitende Verengerung verdrängt zu werden. Bei
lter Aufsentemperatur bleiben die Ohrarterien dauernd kontrahiert, selbst
hrere Stunden lang, bei grofser Luftwärme sind sie zuweilen dauernd er-
itert. Reizt man die verengten Arterien galvanisch oder elektrisch, so gehen
in den erweiterten Zustand über; umgekehrt verengern sich die erweiterten
fäfse auf Reize augenblicklich, aber nicht anhaltend, die Kontraktion geht
ch wenigen Sekunden in Erweiterung über. Callenfels beobachtete eine
ringere Häufigkeit des periodischen Wechsels als Schiff; die einzelne Periode

[1] Goltz, *Arch. f. pathol. Anat.* 1863. Bd. XXVIII p. 428; *Ctrbl. f. d. med. Wiss.* 1863. No. 38.
[2] Wharton Jones, *London medico-chirurg. Transact.* 1853. — Gunning, *Onderzoekingen over bloedbeweging en stasis.* Utrecht 1857. — Saviotti, *Arch. f. pathol. Anat.* 1870. Bd. L. p. 592.
[3] Schiff, *Arch. f. physiol. Heilk.* 1854. Bd. XIII. p. 523; *Cpt. rend.* 1854. T. XXXIX. p. 508.
[4] Wharton Jones, a. a. O.
[5] E. Gergens u. E. Werber, Pfluegers *Arch.* 1876. Bd. XIII. p. 53.
[6] Lauder Brunton, *Arb. aus der physiol. Anst. zu Leipzig.* 1869. p. 106. — Riegel, Pfluegers *Arch.* 1871. Bd. IV. p. 350.
[7] van der Beke Callenfels, *Onderzoek. ged. in het physiol. Laborat. der Utrecht. hoogesch.* jaar VII. 1854—55. p. 182; *Ztschr. f. rat. Med.* N. F. 1855. Bd. VII. p. 157.

dauert nach ersterem über eine Minute, die Perioden sind unter sich sehr ungleich. Mit Recht erklären sich DONDERS und CALLENFELS gegen SCHIFFS Ausspruch, dafs dieser rhythmische Wechsel als accessorische Herzthätigkeit zu betrachten sei; eine Kontraktion der Arterien hat in betreff der Wirkung auf die Blutbewegung nichts gemein mit einer Herzkontraktion; die Arterienkontraktion beschränkt im Gegenteil die Blutbewegung in der betreffenden Gefäfsprovinz, die Erweiterung vermehrt und erleichtert den Zuflufs. Wichtig ist der von CALLENFELS erwiesene Zusammenhang zwischen dem Zustand der Ohrgefäfse und der Temperatur des Ohrs. Bei bleibender Verengerung übertrifft die Ohrwärme die äufsere Temperatur nur um wenige Grade, bei periodischem Wechsel steigt die Ohrwärme um so höher, je anhaltender die Erweiterungen; bei langsamem Wechsel kann man die mit jeder Erweiterung eintretende Zunahme ebensowohl als auch die mit jeder Verengung eintretende Abnahme der Temperatur direkt nachweisen. Das Kaninchenohr bildet demnach einen wichtigen Moderator der Eigenwärme dieser Tiere: durch die verschiedene Dauer der einzelnen Zustände und die Häufigkeit des Wechsels derselben in den Ohrarterien wird nachweisbar die Gröfse der Wärmeabgabe reguliert, das Ohr erscheint seines verhältnismäfsigen Haarmangels wegen als der einzige zu dieser Leistung befähigte Teil der Kaninchenhaut.

Nicht zu verwechseln mit den eben besprochenen rhythmischen Schwankungen des Gefäfstonus sind gewisse zuerst von TRAUBE wahrgenommene, von E. HERING ihrer wahren Ursache nach richtig erkannte, in letzter Instanz freilich auch auf rhythmischen Schwankungen des Arterientonus beruhende Hebungen und Senkungen des arteriellen Blutdrucks. Dieselben stehen in offenbarer Beziehung zu den Phasen der Atmung und sind nach HERING durch eine Irradiation des periodisch wiederkehrenden Reizungszustands des Atmungszentrums auf das Zentrum der gefäfsverengenden Nerven in der *medulla oblongata* bedingt, fallen also in das Gebiet der associierten Innervationen.[1] Die TRAUBE-HERINGschen Perioden, unter welchem Namen man alle hierher gehörigen Erscheinungen zusammengefafst hat, sind demnach der Ausdruck einer in mehr oder weniger regelmäfsigem Rhythmus auftretenden zentralen Reizung gefäfsverengender Nerven und haben demzufolge nichts zu schaffen mit den respiratorischen Schwankungen des Blutdrucks, welche auf rein mechanischem Wege durch die während der In- und Exspiration stattfindende Beeinflussung des Blutlaufs in Brust- und Baucheingeweiden eingeleitet werden, und deren Besprechung in ein andres Kapitel der Physiologie (s. Bd. I. p. 123) gehört.

Die Reflexdilatation der Arterien und ihre möglichen Entstehungsursachen haben uns die zweite schon früher zum öfteren erwähnte Gruppe vasomotorischer Nerven, die gefäfserweiternden oder die vaso-dilatatorischen Nerven, aufs neue näher gerückt und geben uns daher Gelegenheit, über die wesentlichsten Eigenschaften dieser gleichfalls in den Bahnen der Sympathici enthaltenen Nervenklasse in Kürze zu berichten. Die gefäfserweiternden Nerven sind zentrifugalleitende Nerven, deren Reizung meist in viel höherem Grade als die Lähmung gefäfsverengernder Nerven Gefäfserweiterung und infolge dessen Hyperämie bedingt. Ihre Ursprungsstätten sind, wie es scheint, durch das ganze Grau des Rückenmarks und der *medulla oblongata* zerstreut, in ihrem peripheren Verlauf schliefsen sie sich entweder unmittelbar den eigentlichen cerebrospinalen

[1] L. TRAUBE, *Gesammelte Beitr. z. Pathol. u. Physiol.* Bd. I. Berlin 1871. p. 387. — E. HERING, *Wiener Stzber.* Math.-natw. Cl. II. Abth. 1869. Bd. LX. p. 829. — S. MAYER, ebenda. Math.-natw. Cl. *III. Abth.* 1876. Bd. LXXIV. p. 281.

Nervenstämmen an oder treten durch die *rami communicantes* zum Grenzstrange über, um von diesem erst mittelbar den gemischten Nervenstämmen der Peripherie zugeführt zu werden. In der Regel verlaufen sie gemeinschaftlich mit gefäſsverengenden Fasern, mitunter schlagen sie aber auch von diesen gesonderte Wege ein, wie z. B. in der *chorda tympani*, ferner dem Zungenaste des Lingualis und den *nervi erigentes* des Penis, welche sämtlich nur gefäſsdilatierende Nerven enthalten, und zwar die Chorda für die Submaxillardrüse, der Lingualisast für die Zungenschleimhaut, die *nn. erigentes* für das Schwellgewebe des Penis.

Der Entdecker der gefäſsdilatierenden Nerven ist Cl. Bernard[1], welcher bei Gelegenheit seiner Untersuchungen über die Thätigkeit der Submaxillardrüse die Beobachtung machte, daſs Reizung der *chorda tympani* nicht nur die Speichelsekretion anregt, sondern auch den Blutstrom von den Arterien zu den Kapillaren und Venen durch Verminderung der Stromwiderstände beschleunigt. Den Beweis für die Beschleunigung des Drüsenkreislaufs führte Bernard durch Messung der aus der Drüsenvene in gegebener Zeit ausflieſsenden Blutmenge. Während bei ungereizter *chorda tympani* 5 ccm Blut in 65 Sekunden austraten, wurde bei elektrischer Erregung der Chorda die gleiche Menge schon in 55 Sekunden aufgefangen. Entsprechend dem schnelleren Blutstrom war auch die relative Sauerstoffabgabe des in gröſseren Mengen die Drüse passierenden Blutes vermindert. Dies ergab sich einesteils schon aus der hellroten Farbe des Venenblutes der thätigen Drüse, andernteils aber auch aus der volumetrischen Bestimmung der Blutgase. Bernard fand in 100 Tln. rotem, d. h. bei Reizung der Chorda aufgefangenem Venenblute 16—17 Tle., in 100 Tln. Arterienblute 17—19 Tle., in 100 Tln. schwarzem Venenblute nur 6,4 Tle. Sauerstoff.

Bald nach Cl. Bernard wurde von Schiff[2] der Versuch gemacht, das Vorkommen gefäſsdilatierender Nerven für alle möglichen Gefäſsprovinzen nachzuweisen, jedoch kaum mit Glück, da die von ihm gemachten Beweisgründe auch gegenwärtig, wo berechtigte Zweifel an der Existenz gefäſsdilatierender Nerven nicht mehr existieren, schwerlich als stichhaltig angesehen werden können. Der nächste Fortschritt geschah dann durch Eckhard[3], welcher die gefäſserschlaffende Wirkung der *nn. erigentes* durch schlagende Experimente nachwies. Es folgten hierauf die manometrischen Bestimmungen des intraokularen Drucks durch Gruenhagen[4], welche zuerst von ihm allein, dann in Gemeinschaft mit v. Hippel unternommen wurden und die Anwesenheit gefäſsdilatierender Nerven im *ram. ophthalmicus* des Trigeminus auſser Zweifel setzen, ferner die Angabe Vulpians über das Vorkommen gefäſsdilatierender Nerven im Zungenaste des Lingualis bei Säugetieren, und diejenigen Lépines über die gefäſsdilatierenden Eigenschaften des *ram. glossopharyngeus n. vagi* in der Froschzunge.[5] Der letzte Schritt endlich wurde von Goltz[6] gethan, welcher im Ischiadicus des Hundes gefäſsdilatierende Nerven nachwies, und dem sich in schneller Folge die teils bestätigenden, teils weiter führenden

---

[1] Cl. Bernard, *Leçons sur la physiol. et la pathol. du système nerveux.* Paris 1858. T. II. p. 144; *Cpt. rend.* 1858. T. XLVII. p. 245 u. 393; *Journ. de la physiol.* 1858. T. I. p. 232 u. 650.

[2] M. Schiff, *Allgem. Wien. med. Ztg.* 1859. No. 41 u. 42; *Cpt. rend.* 1862. T. LV. p. 540.

[3] Eckhard, *Beitr. zur Anat. u. Physiol.* Gieſsen 1863. Bd. III. p. 123.

[4] Gruenhagen, *Ztschr. f. rat. Med.* III. R. 1866. Bd. XXVIII. p. 238. — v. Hippel u. Gruenhagen, *Arch. f. Ophthalmol.* 1868. Bd. XIV. 3. Abth. p. 219, 1869. Bd. XV. 1. Abth. p. 265, u. 1870. Bd. XVI. p. 27.

[5] Vulpian, *Cpt. rend.* 1873. Bd. LXXVI. p. 622; *Leçons sur l'appareil vasomoteur.* Paris 1875. T. I. p. 154 u. fg. — Lépine, *Arb. aus der physiol. Anst. zu Leipzig.* 1870. p. 113.

[6] F. Goltz, Pfluegers *Arch.* 1874. Bd. IX. p. 174, u. 1875. Bd. XI. p. 52.

Beobachtungen von OSTROUMOFF, KENDALL, LUCHSINGER, GASKELL, J. BERNSTEIN, HEIDENHAIN, GRUETZNER u. a. anschlossen.[1]

Sehr bemerkenswert sind die Erregbarkeitsverhältnisse der gefäfsdilatierenden Nerven. Durchschneidet man einen Nervenstamm, welcher aufser ihnen auch noch gefäfsverengende Nervenröhren führt, z. B. den Ischiadicus eines lebenden Hundes, und tetanisiert den peripheren Stumpf durch die rasch aufeinanderfolgenden Wechselströme eines Induktionsapparats, so gelangt in dem peripheren Ausbreitungsbezirk der gereizten Nerven zunächst immer nur die Wirkung der gefäfsverengenden Nerven zum Ausdruck, d. h., es tritt Anämie und Abnahme der Lokaltemperatur ein; leitet man dagegen dem nämlichen Nerven in langsamer Folge einzelne Induktionsschläge zu, so entwickelt sich umgekehrt eine sehr ausgesprochene, die Reizung relativ lange überdauernde Gefäfsdilatation mit beträchtlicher Hyperämie und Temperaturzunahme des betreffenden Körperteils. Die gefäfserweiternden Nerven reagieren also einerseits langsamer auf Reize als die gefäfsverengenden, anderseits bewahren sie aber auch den ihnen einmal erteilten Erregungszustand mit gröfserer Zähigkeit, kurz neben einer geringeren Reaktionsgeschwindigkeit ist ihnen ein gröfseres Beharrungsvermögen eigentümlich. Überläfst man ferner den durchschnittenen Ischiadicus bei Vernähung der Operationswunde einige Zeit (3—4 Tage) sich selbst und wiederholt dann die oben beschriebenen Versuche von neuem, so ergibt sich, dafs nunmehr jede Reizungsart stets nur Gefäfserweiterung, niemals mehr Gefäfsverengung herbeiführt. Hieraus ist aber zu entnehmen, dafs die der Durchschneidung folgende Degeneration des peripheren Ischiadicusstumpfs in dem bezeichneten Zeitraum allein die gefäfsverengenden Nervenröhren bis zur gänzlichen Ertötung derselben ergriffen, die gefäfserweiternden jedoch nahezu vollkommen verschont hat; letztere leisten also dem nach Abtrennung von ihrem trophischen Zentrum unvermeidlich gewordenen Entartungsprozefs einen nachhaltigeren Widerstand als die ersteren.

Ganz ähnliche Erfahrungen wie am Ischiadicus des Hundes hat A. FREY[2] unter LUDWIGS Leitung bei der gleichzeitigen Reizung von Halssympathicus und *chorda tympani* bezüglich des Blutstroms der Submaxillardrüse gesammelt. Auch er fand, dafs bei gleichzeitiger maximaler Reizung beider Nervenstämme die gefäfsverengende Wirkung des Sympathicus die gefäfserweiternde der Chorda überwiegt, dafs die Wirkung der Chorda aber vermöge ihrer gröfseren Nachdauer bei Unterbrechung der Doppelreizung alsbald hervorzutreten beginnt und genau so langsam abläuft, als wenn keine Sympathicusreizung vorangegangen wäre.

---

[1] OSTROUMOFF, PFLUEGERS *Arch.* 1876. Bd. XII. p. 224. — KENDALL u. LUCHSINGER ebenda. 1876. Bd. XIII. p. 197. — GASKELL, *Ctrbl. f. d. med. Wiss.* 1876. p. 557, u. *Arb. aus d. physiol. Anst. zu Leipzig.* 1876. p. 45; *Journ. of anat. and physiol.* 1877. p. 720. — J. BERNSTEIN, PFLUEGERS *Arch.* 1877. Bd. XV. p. 575. — HEIDENHAIN u. GRUETZNER, ebenda. 1878. Bd. XVI. p. 1. — STRICKER, *Wiener Stzber.* Math.-natw. Cl. III. Abth. 1876. Bd. LXXIV. p. 173. — DASTRE et MORAT, *Cpt. rend.* 1880. T. XCI. p. 393 u. 441; *Arch. de physiol. norm. et pathol.* 1882. 2. Sér. T. IX. p. 177 u. 337.

[2] A. FREY, *Arb. a. d. physiol. Anstalt zu Leipzig.* 1876. p. 89.

Nach solchen Erfahrungen an der Existenz besonderer gefäßdilatierender Nervenfasern zweifeln zu wollen, ist selbstverständlich nicht mehr möglich, es bleibt nur die schwierige Frage zu beantworten, welche Vorstellung man sich von der Natur ihrer Wirkung zu machen habe. Die aktive Erweiterung der Arterien aus der Anwesenheit antagonistisch wirkender Längsmuskeln zu erklären, durch welche die Kontraktion der Ringmuskeln aufgehoben würde, geht nicht an, da solche Muskeln den meisten Arterien fehlen und, wo sie vorkommen, viel zu spärlich entwickelt sind, um einen erheblichen Einfluß auf den Durchmesser der Gefäße ausüben zu können.[1] Dagegen ist eine andre von CL. BERNARD zuerst aufgestellte Theorie nicht so ohne weiteres von der Hand zu weisen. Seiner Ansicht nach wäre die Wirkung der gefäßerweiternden Nerven als ein Hemmungsvorgang anzusehen. Wie der erregte Vagus die excitomotorischen Herzganglien zur Ruhe bringt, so würde durch die erregten gefäßdilatierenden Fasern der Thätigkeitszustand kleiner peripher in den Gefäßwandungen gelegener ganglióser Apparate gehemmt. CL. BERNARD denkt sich die letzteren mit beiden Arten vasomotorischer Nerven verbunden; nach ihm begeben sich weder die gefäßverengenden noch die gefäßdilatierenden Nerven direkt zu den Ringmuskeln der Arterien, sondern zunächst zu jenen hypothetischen kleinen Ganglienzellen, welche ihrerseits erst die eigentlichen motorischen Fasern zur Gefäßwand entlassen. Während die gefäßverengenden Nerven aber den Erregungszustand dieser kleinen peripheren Zentralorgane steigern und dadurch mittelbar Gefäßkontraktion bewirken, unterdrücken die gefäßdilatierenden Nerven denselben und rufen dadurch Gefäßdilatation hervor. CL. BERNARDS Theorie hat vielfältig Anerkennung gefunden. Umsomehr muß hervorgehoben werden, daß ihr jegliche anatomische Grundlage mangelt, und daß auch noch andre Möglichkeiten bestehen, die aktive Gefäßdilatation zu erklären. Denn wenn gewisse Beobachtungen von GRUENHAGEN, SAMKOWY und von AUERBACH[2] dargethan haben, daß einigen glatten Muskeln ein selbständiges Erschlaffungs-(Elongations-) Vermögen innewohnt, wenn ferner Beobachtungen von PAWLOW[3] gelehrt haben, daß die Schließmuskeln der Malermuschelschale durch Reizung bestimmter Nervenbahnen ohne Beteiligung von Ganglienzellen, also auf direkten Nerveneinfluß hin, sich verlängern, so liegt hierin zugleich ein Hinweis darauf, daß die Ringmuskeln der Arterien vielleicht ebenfalls ohne jede Dazwischenkunft von Ganglienapparaten durch gewisse Nerven in den verkürzten, durch andre in den erschlafften Zustand übergeführt werden könnten. Bis auf weiteres dürfte es daher geraten sein, eine

---

[1] Vgl. darüber S. EXNER, *Wiener Stzber.* Math.-natw. Cl. III. Abth. 1877. Bd. LXXI. p. 1.
[2] vgl. dieses Lehrb. Bd. II. p. 117. — AUERBACH, *Amtl. Ber. der Versamml. deutscher Naturforscher u. Aerzte zu Graz.* 1874.
[3] PAWLOW, PFLUEGERS *Arch.* 1885. Bd. XXXVII. p. 6.

endgültige Erklärung der aktiven Gefäſsdilatation vorerst noch zu vertagen. Als letzte der motorischen Aufgaben, welche der Sympathicus zu erfüllen hat, ist schlieſslich noch der eigentümlichen Beeinflussung zu gedenken, welche gewisse Fasern desselben auf die Lagerungsverhältnisse des Bulbus in der Orbita und einiger seiner Adnexa ausüben. Durchschneidet man den Halsstamm des Sympathicus, so zeigen sich nach übereinstimmenden Beobachtungen von CL. BERNARD, R. WAGNER, BROWN-SÉQUARD, SCHIFF, H. MUELLER[1] u. a. am Auge neben der schon besprochenen Pupillenverkleinerung folgende Erscheinungen. Der Augapfel zieht sich auffallend nach hinten in die Orbita zurück, die *membrana nictitans*, wo eine solche vorhanden, schiebt sich vor, das obere Augenlid sinkt herab, während das untere etwas steigt, so daſs die Lidspalte sich beträchtlich verengt. Galvanisiert man dagegen den peripherischen Stumpf des Sympathicus, so zeigen sich die entgegengesetzten Erscheinungen. Der Augapfel tritt beträchtlich nach vorn, sogar weiter, als sein Rücktritt nach der Durchschneidung betrug, das obere Augenlid hebt sich langsam, die Nickhaut zieht sich zurück. Alle diese Lageveränderungen des Bulbus und der Lider vollziehen sich nicht ruckweise und rasch, sondern allmählich und langsam, entsprechen daher ihrem Verlaufe nach der Erschlaffungs- resp. Kontraktionsweise glatter Muskulatur und werden auch thatsächlich durch Elemente derselben hervorgerufen. Die älteren an und für sich schon wenig ansprechenden Erklärungsversuche SCHIFFS und REMAKS, welche aus den beschriebenen Bewegungsvorgängen schlossen, daſs der Halssympathicus auch motorische Fasern für die willkürliche Muskulatur des Augapfels enthalte, sind hinfällig geworden, seit H. MUELLER in der Orbita das Vorhandensein zahlreicher glatter Muskelzellen nachwies, welche bündelweise zusammengeordnet der die Augenhöhle auskleidenden und ihre Spalten überbrückenden Fascie an verschiedenen Orten eingebettet sind. Aus der Art ihrer Verteilung geht unmittelbar hervor, daſs sie im kontrahierten Zustande den Orbitalraum verkleinern, den Bulbus also aus demselben herauspressen müssen, und ferner auch dazu beitragen können, die Lidspalte zu erweitern und die Nickhaut zurückzuziehen, kurz diejenigen Bewegungen einzuleiten imstande sind, welche auch der gereizte Sympathicus auslöst. Daſs ihre Erschlaffung von den entgegengesetzten Folgen begleitet sein wird, ist hiernach selbstverständlich, und mithin unbedingt anzunehmen, daſs sie allein es sind, durch deren Vermittelung die oben geschilderten Veränderungen der Bulbus- und Lidstellung bei Lähmung resp. Reizung des Sympathicus stattfinden. Letzterer ist demgemäſs auch als der

---

[1] CL. BERNARD, *Leçons sur la physiol. et la pathol. du système nerveux.* Paris 1858. T. II. p. 473, u. *Cpt. rend.* 1853. T. XXXVI. p. 414. — R. WAGNER, *Göttinger Nachrichten.* 1853. p. 71. — BROWN-SÉQUARD, *Cpt. rend.* 1854. T. XXXVIII. p. 72. — SCHIFF, *Lehrb. der Physiol.* Lahr 1858—59. p. 14. — REMAK, *Deutsche Klinik.* 1855. No. 97. p. 294. — H. MUELLER, *Gesammelte u. hinterlassene Schriften z. Anat. u. Physiol. des Auges.* Bd. I. Leipzig 1872. p. 210 u. 216.

motorische Nerv der glatten Orbitalmuskulatur H. MUELLERS anzusehen. Ein drittes Kontingent spezifisch funktionierender Nervenfasern des Sympathicus stellen endlich die sekretorischen dar. Soweit dieselben in der Bahn des Halssympathicus als Speichelnerven zu der Ohr- wie der Unterkieferspeicheldrüse ziehen, ist ihrer schon bei andern Gelegenheiten (Bd. I. p. 142 u. 152) gedacht worden. Keine Erwähnung hat dagegen bisher gefunden, dafs auch die Schweifsnerven aus der Bahn des Grenzstrangs zu den peripheren cerebrospinalen Nervenstämmen gelangen. So verlaufen die Schweifsnerven für die Hinterpfoten der Katze vor ihrem Übertritt in den *n. ischiadicus* im Bauchstrange, diejenigen der Vorderpfoten vor ihrem Übertritt in den *plexus brachialis* im Bruststrange. Ein Grund, diese sekretorischen Fasern als ein eigentümliches Besitztum des Sympathicus anzusehen, liegt vielleicht noch weniger vor, als für irgend eine der früher besprochenen Nervenarten. Ihre Ursprünge sind sicher im nervösen Cerebrospinalzentrum enthalten; denn die Schweifssekretion, welche wir durch künstliche Überhitzung des unversehrten Tieres, oder nach Unterbrechung der künstlichen Atmung bei curarisierten Tieren durch den Reiz der im Blute sich anhäufenden CO_2, oder reflektorisch durch Erregung sensibler Nervenstümpfe erzielen können, bleibt aus, sobald die Verbindung zwischen Rückenmark und Grenzstrang durch bestimmte Eingriffe in das erstere unterbrochen worden ist. Es müssen folglich die Schweifsfasern gerade so wie die vasokonstriktorischen auf der Bahn der *rami communicantes* in diejenige des Grenzstrangs gelangen, und man hat denn auch in der That nachzuweisen vermocht, dafs die Schweifsfasern der Vorderpfoten (bei Katzen) das Mark zwischen 3tem und 5tem Brustwirbel, diejenigen der Hinterpfote zwischen 1tem und 4tem Lendenwirbel verlassen. Die Wege, auf welchen der Austritt erfolgt, sind, ebenfalls wieder in Übereinstimmung mit dem Verhalten der vasokonstriktorischen Nerven, die vorderen Rückenmarkswurzeln, und die zentralen Ursprungsstätten teils in lokalisierten Zentren des Rückenmarks (spinale Zentren), teils in einem allgemeinen Koordinationszentrum der *medulla oblongata* (Bulbärzentrum) gegeben.[1] Streitig ist, ob ein kleiner Teil der Schweifsfasern direkt ohne Vermittelung des Grenzstrangs von den vorderen Wurzeln aus in die gemischten Nervenstämme der Körperperipherie übergeht (VULPIAN, ADAMKIEWICZ).

Gegenüber den scharf bestimmbaren Leistungen des Sympathicus, welche wir bisher kennen gelernt haben, sind zwei andre demselben gleichfalls mitunter zuerteilte einer genauen Fassung kaum zugänglich. Es sind dies die vermeintlich spezifischen Beziehungen des Sympathicus zu den

---

[1] KENDALL u. LUCHSINGER, PFLUEGERS *Arch.* 1876. Bd. XIII. p. 212. — LUCHSINGER, *Ctrbl. f. d. med. Wiss.* 1878. p. 36; PFLUEGERS *Arch.* 1878. Bd. XVI. p. 541. — NAWROCKI, *Ctrbl. f. d. med. Wiss.* 1878. p. 2, 17, 721. — VULPIAN, *Cpt. rend.* 1878. T. LXXXVI. p. 1233. — ADAMKIEWICZ, *Die Secretion des Schweifses.* Berlin 1878.

Ernährungsprozessen im Körper, seine trophische Funktion[1], und die ihm von Cl. Bernard vindizierte spezifische Beziehung zur Wärmeproduktion, seine kalorische Funktion.[2] Beide die vegetativen Vorgänge im Organismus betreffenden Sympathicuswirkungen sind eben höchst problematischer Natur und ermangeln jedes unzweideutigen experimentellen Belegs. So wenig die hohe Bedeutung des Sympathicus in Abrede gestellt werden kann, welche er vermöge seiner Herrschaft über die Muskulatur der Blutgefäſse, des Herzens und des Darms und über die Sekretion vieler Drüsen für die thermischen und nutritiven Verhältnisse des lebenden Körpers besitzt, so schwankend und haltlos erscheinen die Beweisgründe, welche man dafür beigebracht hat, daſs er trophische Fasern im früher (s. o. p. 125) definierten Sinne, oder Hemmungsfasern für die in den Geweben ablaufenden Wärmebildungsprozesse, also Refrigerations- oder Erkältungsfasern führe. Hinsichtlich der ersteren Faserklasse gelten die nämlichen allgemeinen Bedenken, welche früher von uns bei Besprechung der angeblichen trophischen Trigeminusfasern erhoben worden sind; hinsichtlich der zweiten ist zu bemerken, daſs nicht der geringste Grund vorliegt, die im vorstehenden öfters erwähnten Veränderungen der Lokaltemperatur, welche nach Durchschneidung beziehungsweise Reizung des Sympathicus in den peripheren Körperteilen aufzutreten pflegen, auf ein andres Moment als auf die mit beiden Eingriffen verknüpften Veränderungen der Blutverteilung zurückzuführen. Ein Beweis, daſs die Hyperämie nach Sympathicuslähmung nicht ausreiche, um die gleichzeitig vorhandene Temperaturzunahme der blutreicher gewordenen Gewebe zu erklären, fehlt ebenso vollständig, wie ein Beweis dafür, daſs die Anämie, welche sich nach Reizung des Sympathicus entwickelt, nicht als die alleinige Ursache der gleichzeitigen Gewebsabkühlung betrachtet werden dürfe. Die Annahme besonderer sympathischer Nervenfasern, deren Reizung die Wärmeproduktion in den Geweben verringert, deren Lähmung durch Entfesselung der Stoffwechselprozesse den entgegengesetzten Erfolg hat, ist daher entschieden als unstatthaft zu bezeichnen.[3]

---

[1] Vgl. Longet, *Anat. u. Physiol. d. Nervensyst.* etc., übers. von Hein. Leipzig 1847—49. Bd. II. p. 540. — Peipers, *De nervor. in secretiones actione.* Dissert. Berolini 1834. — J. Mueller, *Hdb. d. Physiol.* 4. Aufl. Coblenz 1844. Bd. I. p. 3, 4. — Axmann, *Beitr. z. mikroskop. Anat. u. Physiol. des Ganglienner vensystems.* Berlin 1853. — Pincus, *Exper. de vi nervi vagi et sympath. ad vasa secret. nutrit. tract. intest. et renum.* Dissert. Breslau 1856. — Valentin, *De funct. nervor. cerebral. et nervi sympath.* Bernae 1839. — Stilling, *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1851. p. 279. — Bidder, ebenda. 1844. p. 359.

[2] Cl. Bernard, *Leçons sur la chaleur animale.* Paris 1876. p. 285, 307.

[3] Vgl. R. Heidenhain, Pfluegers *Arch.* 1878. Bd. XVI. p. 31.

DRITTES BUCH.

PHYSIOLOGIE DER BEWEGUNGEN.

ALLGEMEINES.

§ 146.

Die Lehre von den **Bewegungen** bildet, jenachdem wir den Begriff Bewegung in engerem oder weiterem Sinne fassen, einen kleineren oder einen sehr beträchtlichen Teil der Physiologie, ja es geht die gesamte Physiologie in ihr auf, wenn wir das Wort „Bewegung“ in seiner weitesten Bedeutung nehmen. Die Physiologie ist die Lehre vom Leben; alles Leben und jede Lebenserscheinung ist Bewegung, beruht auf Bewegung, sei es auf Bewegung der unmeſsbar kleinen ponderabeln Atome, oder der Imponderabilien, oder auf Lage- und Gestaltsveränderung zusammengesetzter Formbestandteile, Organe und Flüssigkeiten. Es gibt keinen vitalen Prozeſs, dessen Wesen nicht aus einer Bewegung in diesem Sinne bestände. Die Vorgänge der Ernährung, des Stoffwechsels beruhen auf fortdauernden Bewegungen der tierischen Materie und der Stoffe der Auſsenwelt in mannigfachem Wechsel durch den Organismus hindurch; die wichtigsten Bedingungen der direkt nicht wahrnehmbaren Bewegungen der Atome tierischer Materie finden wir in gröberen wahrnehmbaren Bewegungen der Ingesta, der Säfte in ihren Röhren und durch die Wandungen der Röhren in Parenchyme und Drüsenhöhlen; Muskelbewegungen treffen wir allenthalben als Hilfsmittel der Ernährungsvorgänge. Das Wesen der überall eingreifenden, in ihren Effekten so wunderbar vielseitigen Nervenerregung ist eine Bewegung. Kurz, wohin wir den Blick werfen, welches Lebensphänomen wir analysieren, wir stoſsen immer auf denselben Kern, auf eine Bewegung irgend welcher Art.

Daſs wir die Bewegungslehre hier nicht in diesem weitesten Sinne nehmen, versteht sich von selbst; im Gegenteil ergibt sich, daſs der Stoff des vorliegenden Kapitels bereits nach vielfachen Beziehungen in früheren Abschnitten zur Erörterung gekommen, der Umfang der von uns noch zu lösenden Aufgabe also bereits erheblich eingeschränkt worden ist. Unter denjenigen Bewegungserscheinungen, welche ihre Entstehung dem Kontraktionsvermögen einer tierischen Substanz verdanken, erhält bei den höheren Wirbeltieren die **Muskelbewegung**, d. h. diejenige, welche durch die in spezifischer Weise zu quergestreiften oder glatten Muskeln organisierte kontraktile Substanz vermittelt wird, durch ihre Verbreitung und die Vielseitigkeit ihrer Verwendung weitaus überwiegende Bedeutung. Wir

haben die allgemeine Funktionslehre der Muskeln und einzelne spezielle Dienstleistungen derselben bereits abgehandelt; es bleibt uns übrig, die Mechanik der durch die Muskulatur des Skeletts hervorgebrachten Bewegungen einfacher und komplizierter Art, insbesondere der Ortsbewegungen, zu analysieren. Nach hergebrachter Weise handeln auch wir in dem Kapitel von der Bewegung die Lehre von der Stimme und Sprache ab; warum, liegt auf der Hand. Ein feines exaktes Muskelspiel ist es, welches die Stimmbänder in den Stand setzt, in tönende Schwingungen von verschiedener genau abgemessener Geschwindigkeit zu geraten, Muskelkontraktionen sind es, welche die Luftsäule gegen die Stimmbänder treiben und dadurch diese in Schwingung versetzen, Bewegungen der Rachen- und Mundgebilde sind es endlich, welche die Bedingungen für die mannigfachen Laute der Sprache herstellen.

Die Eigenschaft der Kontraktilität ist nun aber keineswegs ausschliefslich auf die Muskelsubstanz beschränkt, sondern kommt in gröfserem oder geringerem Mafse auch andern Gewebselementen zu. Von den hierher gehörigen Phänomenen waren einige der auffälligsten, die Eigenbewegung der Flimmerhärchen auf gewissen Epithelien, ferner diejenige der Samenfäden, der älteren Forschung zwar nicht verborgen geblieben, man hatte jedoch ihre Verwandtschaft mit dem Vorgange der Muskelkontraktion mit Entschiedenheit bestreiten zu müssen geglaubt, und erst späteren Forschungen, vor allen den Untersuchungen von M. Schultze und von Kühne[1], verdanken wir den Nachweis, dafs die Kontraktilität als eine Grundeigenschaft des zellularen Bildungsstoffes überhaupt, des Protoplasmas also, anzusehen ist, und dafs die Kontraktion des Muskelgewebes, die Bewegung der Flimmerhärchen und der Samenfäden nur verschiedene Erscheinungsformen eines und desselben Grundvermögens der lebenden Zellsubstanz darstellen. Die sicheren Stützen dieser rasch zu allgemeiner Anerkennung gelangten Lehre lieferte das genaue Studium der mannigfaltigen Bewegungsvorgänge, welche bei zahlreichen niederen tierischen Organismen durch die Kontraktilität einer anscheinend vollkommen strukturlosen entweder den gesamten Leib oder bestimmte abgegliederte Teile desselben bildenden Substanz bedingt werden. Da letztere in Geschöpfen anzutreffen war, deren tierische Natur für unzweifelhaft galt, so hatte man von jeher keinen Anstofs genommen, dieselben für eine besondere Art von Muskelstoff zu erklären und demgemäfs zu ihrer näheren Bezeichnung auch die Benennung „Sarkode“ empfohlen; die eigentliche Begründung dieses geistreichen Dujardinschen Einfalls aus den physikalischen, chemischen und physiologischen Eigenschaften jener merkwürdigen tierischen Substanz schulden wir indessen Kühne. Als nun aber schliefslich noch die der Sarkode eigentümlichen Lebensmerkmale auch in dem kontraktilen

[1] M. Schultze, *Das Protoplasma d. Rhizopoden u. d. Pflanzenzellen.* Leipzig 1863. — W. Kühne, *Unters. üb. d. Protoplasma u. d. Contractilität.* Leipzig 1864.

nhalt vieler Pflanzenzellen wiedergefunden wurden, war selbstver-
tändlich der Neigung, eine besondere tierische mit eigenartigem
Kontraktionsvermögen ausgerüstete Materie als Sarkode zu unter-
cheiden, jeder Boden entzogen, und gegenwärtig zweifelt niemand,
afs die Kontraktiliät, wo wir sie auch finden und wie sie sich
ufsern möge, auf der Anwesenheit einer und derselben Grundsubstanz
on bestimmter physikalisch-chemischer Konstitution beruhe.

Es ist hier nicht unsre Aufgabe näher auf die Bewegungs-
rscheinungen einzugehen, welche durch das kontraktile Protoplasma
er niedersten tierischen Organismen hervorgebracht werden. Was
ie kontraktilen Gebilde, welche bei den höheren Wirbeltieren neben
en Muskeln vorkommen, und ihre Thätigkeit betrifft, so ist das
'limmerepithel das einzige, welchem wir eine ausführlichere Be-
rachtung widmen, während wir uns in betreff der übrigen auf
enige Bemerkungen beschränken, erstens weil bei den meisten weder
er physiologische Effekt ihrer Kontraktionen, noch die Momente,
urch welche dieselben im Leben ausgelöst werden, mit Sicherheit
nzugeben sind, zweitens weil ihre Kontraktilität passender an
ndern Stellen, wo ihre übrigen Lebenseigenschaften und Ver-
ichtungen erörtert werden, beiläufig zur Sprache zu bringen ist.

Das Protoplasma der zelligen Elemente des Bindegewebes ist
s vor allem, welches in den mannigfachen Formen seines Auftretens
ls kontraktil erwiesen ist. Nachdem bereits seit längerer Zeit an
en verästelten Pigmentzellen der Frösche und Chamäleonen durch
ie trefflichen Untersuchungen BRUECKES[1] Bewegungserscheinungen
enauer erkannt waren, ist nach und nach eine grofse Reihe analoger
Thatsachen auch an andern zelligen Elementen aufgedeckt worden.
Von den lebhaften amöboiden Formveränderungen der weifsen
Blut- und Lymphkörperchen, sowie von den äufseren Einflüssen,
welche teils fördernd, teils schädigend auf die Kontraktilität ihres
Protoplasmas einwirken, ist bereits (Bd. I. p. 23) die Rede gewesen.
Aufserdem ist aber von KÜHNE auch noch der Leibessubstanz ge-
wisser vielstrahliger Zellen des fibrillären Bindegewebes
beim Frosche dieselbe Lebenseigenschaft zugeschrieben worden. Die
Richtigkeit dieser Beobachtung wird durch die verwandten Er-
fahrungen KOELLIKERS und HUXLEYS[2] an andern Tierarten verbürgt;
darin ist KÜHNE aber wohl zu weit gegangen, dafs er auch den
sternförmigen Zellen der Hornhaut Kontraktilität zuspricht
und von denselben sogar behauptet, dafs sie durch mechanische
Reizung der in ihrem Bereiche sich verzweigenden Nervenstämmchen
gerade so wie Muskelzellen beliebig aus dem erschlafften, der Stern-
form der Zellen entsprechenden Zustande in den kontrahierten, durch
die Kugel- oder Spindelform derselben angezeigten übergeführt werden

---

[1] E. BRUECKE, *Wiener Sitzber.* Math.-nathw. Cl. 1851. Bd. VII. p. 802, 1852. Bd. VIII. p. 196; *Denkschriften d. math.-natw. Cl. d. Akad. d. Wiss. zu Wien.* 1852. Bd. IV. p. 179.

[2] KOELLIKER, *Hdb. d. Gewebelehre.* 5. Aufl. Leipzig 1867. p. 42, u. HUXLEY ebenda.

könnten. Hiermit soll indessen die Möglichkeit direkter motorischer Beziehungen zwischen Bindegewebszellen und Nervenfasern nicht etwa überhaupt geleugnet sein. Denn so zweifellos die mannigfachen Veränderungen, welche die Hautfarbe vieler Tierarten, z. B. auch der Frösche zu verschiedenen Zeiten erfährt, durch die wechselnden Kontraktionszustände gewisser zahlreich in die Cutis eingestreuter schwarzer Pigmentzellen, der sogenannten Chromatophoren, bedingt sind, so sicher läſst sich jener Farbenwechsel auch durch Reizung resp. Lähmung der die Haut versorgenden Nervenstämme hervorrufen, und diese öfters bestätigte Thatsache dürfte schwerlich anders als durch die Annahme einer direkten nervösen Verbindung zwischen Chromatophoren und Cerebrospinalorgan zu erklären sein.[1] Was den Mechanismus der Chromatophorenwirkung selbst angeht, so ergibt sich derselbe ohne weiteres aus dem histologischen und physiologischen Verhalten dieser Zellen. Letztere liegen alle annähernd in gleichem Abstand von der freien Oberfläche und entsenden im Ruhezustande zahlreiche fein verästelte, ebenfalls mit schwarzem Pigment erfüllte Ausläufer, welche sich namentlich in horizontalen Richtungen ausbreiten und im Verein mit den Zellkörpern einen engmaschigen Schleier darstellen, welcher über eine zweite, in einer tieferen Hautschicht befindliche Lage hellfarbiger Pigmentzellen ausgebreitet ist. Im thätigen kontrahierten Zustande erscheinen die Chromatophoren dagegen als kugelige Gebilde ohne Ausläufer, und gewähren sowohl dem einfallenden Lichte freien Zutritt zu den unter ihnen gelegenen Pigmentzellen, als auch den von letzteren reflektierten Lichtstrahlen ungehinderten Austritt. Bei erschlafften reich verästelten Chromatophoren muſs hiernach die Froschhaut eine dunkle, bei zusammengezogenen kugeligen eine helle Färbung annehmen.

ERSTES KAPITEL.

DIE FLIMMERBEWEGUNG.

§ 147.

Die Flimmerorgane.[2] Die Flimmerbewegung besteht aus Schwingungen mikroskopisch feiner härchenartiger Fortsätze, welche auf den freien Oberflächen gewisser Epithelzellen angeheftet sind. Die Träger der schwingenden Härchen oder Flimmercilien oder Wimpern führen den Namen Flimmerzellen, der aus nebeneinander geordneten Zellen der Art bestehende Überzug einer freien Oberfläche den Namen Flimmerepithel.

An den bei weitem meisten Orten seines Vorkommens besteht das Flimmerepithel aus Zellen, welche in ihrer Form, Struktur und sonstigen Verhalten vollkommen den Zellen des anderwärts sich vorfindenden Cylinderepithels gleichen; nur an wenigen Orten des menschlichen Körpers befindet sich flimmerndes Pflasterepithel.

---

[1] Vgl. hierüber E. H. BIMMERMANN, *Über den Einfl. d Nerven auf d. Pigmentzellen d. Froschh.* Dissert. Straſsburg 1878.

[2] PURKINJE u. VALENTIN, *De phaenom. generali et fundamentali motus vibratorii* etc. Vratislaviae 1835. — VALENTIN, in R. WAGNERS *Hdwörtbch. d. Physiol.* Bd. I. p. 484.

Die allgemeinen morphologischen Eigenschaften der Flimmerzellen setzen ir als aus der Histologie bekannt voraus; eine genauere Betrachtung verdient ur die cilientragende Basis und das der Bindegewebsgrundlage zugewandte ufsende dieser eigentümlichen Zellenart. Bei mikroskopischer Betrachtung der rsteren fällt sofort auf, dafs das im ganzen trübe, mitunter leicht längsstreifige rotoplasma der einzelnen Zellen nicht unmittelbar an die unteren Enden der limmerhärchen heranreicht, sondern von den letzteren durch eine helle, dem üher (Bd. I. p. 250) beschriebenen Basalsaum der Darmepithelien sehr ähnliche chicht getrennt wird. In welcher histologischen Beziehung die Flimmern zu derelben stehen, ob sie mit derselben kontinuierlich zusammenhängen[1] oder dieselbe urchbohren, um sodann mit dem tiefer gelegenen trüben Zellinhalt zu verchmelzen[2], ist noch immer unsicher. Wie dem nun aber auch sein möge, hysiologischerseits wird an einer innigen zwischen Flimmerbesatz und Zellhalt bestehenden Wechselwirkung niemals zu zweifeln sein.

Die Cilien stehen gleichmäfsig (vgl. Fig. 93. Bd. II. p. 126) über en ganzen Querschnitt der Basalfläche zerstreut, erheben sich aber, wie die etrachtung ruhender oder toter Zellen lehrt, nicht genau perpendikulär zu emselben, sondern in schräg geneigter Stellung.[3] Ihre Zahl, Länge und Form echselt auf den verschiedenen Flimmerepithel tragenden Schleimhäuten und ei verschiedenen Tierarten sehr erheblich. VALENTIN gibt die Zahl der Cilien uf den gewöhnlichen Cylinderzellen beim Menschen zu 10—22, bei Kaninchen zu ehr als 30 an. Bei einigen Tieren und an bestimmten Stellen ist jedoch die Zahl er einer Zelle angehörigen Cilien weit beschränkter, ja es gibt Epithelien, bei enen jede Zelle nur je ein langes peitschenartiges Flimmerhaar auf ihrer Basis rägt. Speziellere Angaben über Gröfse und Gestalt der Cilien an den mannigachen Stellen ihres Vorkommens sind den Lehrbüchern der Histologie zu entehmen. Die konisch zugespitzten, durch keine feste Hüllschicht abgegrenzten Fufsnden der meisten cylindrischen Flimmerzellen gehen entweder direkt oder indirekt durch Vermittelung einer fadenförmigen Fortsetzung des Zellinhalts in sohlenähnlich verbreiterte Klümpchen nackten Protoplasmas über, welche letzteren dem unterliegenden Bindegewebe fest anhaften. Von den lang ausgezogenen Fufsstücken der cylindrischen Flimmerzellen der Hirnhöhlen und des Rückenmarkskanals ist dagegen wiederholt behauptet worden, dafs sie mit zelligen Elementen der Bindesubstanz Verbindungen eingehen sollen.[4] Die gegenseitige Lagerung der Flimmerzellen entspricht genau derjenigen des Cylinderepithels. Die einzelnen Cylinder stehen dicht aneinander gedrängt, pallisadenförmig, mit ihrem Längsdurchmesser senkrecht zu der Fläche, welche sie bedecken, und zwar so, dafs ihre durch gegenseitige Abplattung polygonal gewordenen Basalflächen in gleicher Höhe liegen und mit ihrem Wimpersatz eine kontinuierliche flimmernde Ebene bilden.

Von einer Beschreibung der abweichenden Formen des Flimmerepithels, sowie von einer detaillierten Aufzählung der Stellen und Organe, an welchen bei Menschen und Tieren aller Klassen dasselbe sich findet, sehen wir gänzlich ab. Letzteres ist darum für uns von geringerem Interesse, weil die physiologische Bestimmung des Flimmerepithels an den meisten Orten seines Vorkommens durchaus unklar ist. An welchen Teilen dasselbe im menschlichen Organismus vorkommt, ist aus der Anatomie bekannt.

---

[1] TH. W. ENGELMANN, *Über die Flimmerbewegung.* Leipzig 1868. p. 152. — RANVIER, *Traité technique d'histologie.* Paris 1875. Bd. I. p. 243. — E. NEUMANN, *Arch. f. mikroskop. Anat.* 1876. Bd. XII. p. 572. — TH. EIMER, *Arch. f. mikroskop. Anat.* 1877. Bd. XIV. p. 114 u. fg. — M. NUSSBAUM, ebenda. 1878. Bd. XIV. p. 392.

[2] FRIEDREICH, *Arch. f. pathol. Anat.* 1858. Bd. XV. p. 535. — EBERTH, ebenda. 1866. Bd. XXXV. p. 477.

[3] MARCHI, *Arch. f. mikrosk. Anat.* 1866. Bd. II. p. 467. — STUART, *Über die Flimmerbewegung.* Dissert. Dorpat 1867, u. *Ztschr. f. rat. Med.* 1867. III. R. Bd. XXIX. p. 288. — NUSSBAUM, a. a. O.

[4] Vgl. GERLACH, *Mikrosk. Studien.* Erlangen 1858. p. 21. — BIDDER u. KUPFFER, *Unters. üb. d. Textur d. Rückenmarks* etc. Leipzig 1857. p. 44. — C. FR. TH. KRAUSE, *Hdb. d. menschl. Anat.* 3. Aufl. bearb. v. W. KRAUSE. Hannover 1876. Bd. I. p. 382.

§ 148.

Die Flimmerbewegung. Betrachtet man eine mit Flimmerepithel besetzte Fläche unmittelbar nach ihrer Entfernung aus dem lebenden Organismus, so gewahrt man insbesondere an den Rändern derselben eine Bewegung, für welche der Ausdruck „Flimmern" die beste Bezeichnung ist. Die Bewegung pflegt im Anfang so rasch zu sein, daſs man eben nur diesen allgemeinen Eindruck erhält, ohne imstande zu sein, die Details der Bewegung, die sich bewegenden Teilchen selbst deutlich aufzufassen. Erst wenn nach einiger Zeit die Bewegung zu erlahmen beginnt, überzeugt man sich, daſs das Phänomen bedingt ist durch rasche, in regelmäſsigem Rhythmus sich wiederholende Bewegungen der Cilien, ähnlich, wie die wogende Bewegung eines Getreidefelds im Winde auf den Beugungen der einzelnen Halme beruht. Genauer betrachtet ergibt sich dann ferner, daſs die einzelnen Flimmerhärchen unter normalen Verhältnissen stets in einer unveränderlichen, zur Zellenoberfläche senkrechten Ebene schwingen, sich aus ihrer schräg geneigten Ruhelage aufrichten und mit gröſserer Geschwindigkeit in dieselbe zurückschnellen. Der Mechanismus dieses Vorgangs ist unschwer zu begreifen, wenn man sich mit ENGELMANN jede Cilie aus zwei gleichartigen Längshälften zusammengesetzt denkt, welche sich wechselsweise verkürzen und demgemäſs die Cilienspitze bald nach der einen bald nach der andren Seite neigen. Daſs der Rückschlag schneller vor sich geht und darum notwendig auch eine gröſsere lebendige Kraft entwickeln muſs als der Aufschlag der Cilie, erklärt sich daraus, daſs die Flimmerhärchen bei ersterem aus ihrer normalen Schrägstellung entfernt, die elastischen Kräfte der Befestigung durch die Kontraktionskraft also überwunden werden müssen und demnach einen Teil derselben verbrauchen, während bei letzterem eine Rückkehr zur Gleichgewichtslage erfolgt, beide ins Spiel getretenen Kräfte also gleichsinnig wirken und sich demzufolge summieren.

Eine abweichende Ansicht über den Mechanismus der Cilienbewegung, welche Beachtung verdient, wird zur Zeit nur von GRUETZNER[1] vertreten. Nach ihm bedingt das Kontraktionsvermögen der Ciliensubstanz allein die Steigerung der Schrägstellung durch krallenförmige Beugung der Härchen; der Aufschlag erfolgt während der Erschlaffung lediglich durch schwache elastische Kräfte.

Was endlich den Modus der normalen Cilienbewegung anbelangt, so hat man denselben als einen wellenförmigen zu bezeichnen. Denn überall da, wo die fragliche Bewegung genügend verlangsamt ist, um der direkten Beobachtung zugänglich zu sein, ohne dabei anderweitig gelitten zu haben, sieht man, wie ENGELMANN richtig hervorhebt, die Verkürzung des Wimperfadens an der Basis desselben anheben und zur Spitze fortschreiten. Andre von VALENTIN unterschiedene Formen der

---

[1] GRUETZNER u. LUCHSINGER, *Physiol. Stud.* Leipzig. 1882. Art. *Flimmerbewegung* von GRUETZNER.

Cilienbewegung, die hakenförmige, bei welcher jedes Härchen sich abwechselnd nach einer bestimmten Seite hakenförmig krümmt und wieder gerade streckt, die trichterförmige, bei welcher die Cilie fortwährend einen Conus beschreibt, dessen Spitze die festgewachsene Wurzel des Härchens bildet, und die pendelartige, bei welcher das Härchen pendelartig um seine Basis als festen Punkt hin- und herschwingt, sind als abnorme zu bezeichnen und nach ENGELMANN dadurch bedingt, dafs bestimmte Abschnitte der Flimmerhärchen neben andern kontraktil gebliebenen ihr Bewegungsvermögen eingebüfst haben, zum teil wohl aber auch dadurch, dafs der rhythmische Wechsel der in beiden Längshälften der Cilien ablaufenden Kontraktionen an Regelmäfsigkeit verloren hat. Die Geschwindigkeit der Cilienbewegung ist unter normalen Verhältnissen eine sehr bedeutende und nicht direkt zu bestimmen, da man die einzelnen Wimperschläge unter dem Mikroskope nicht zu unterscheiden, ihre Frequenz folglich auch nicht durch Zählen zu ermitteln imstande ist. An Wimperzellen von Fröschen, deren Flimmerbewegung sich eben so weit verlangsamt hatte, um überhaupt zählbar zu werden, fand ENGELMANN eine Frequenz von 8 Schlägen in der Sekunde und gibt daher schätzungsweise die Schlagzahl ganz frischer Zellen auf 12 in der Sekunde, d. i. 720 in der Minute an. Zu einer noch gröfseren und zugleich verläfslicheren Zahl (16—17 in maximo, d. i. 960—1020 in der Minute) gelangte endlich MARTIUS[1], als er die flimmernde Gaumenhaut des Frosches unter dem Mikroskope bei intermittierender Beleuchtung betrachtete und die Zahl der periodisch wiederkehrenden Belichtungen möglichst genau zu bestimmen suchte, bei welcher die Vibrationen der Flimmerhärchen scheinbar zum Stillstande kamen, in welchem Falle also nach bekanntem physikalischen Prinzip Übereinstimmung in der Frequenz beider periodischen Bewegungsvorgänge stattfinden mufs. Die viel geringeren Werte andrer Autoren, z. B. C. KRAUSES, welcher dem einzelnen Flimmerhärchen nur eine Schwingungsfrequenz von 190—320 in der Minute zuspricht, würden demnach erheblich zu niedrig gegriffen sein.

Der optische Totaleffekt, welchen der flimmernde Rand einer mit Wimperepithel bedeckten Fläche gewährt, hängt natürlich von der räumlichen und zeitlichen Kombination der von den einzelnen Härchen gemachten Schwingungen ab. Es sind hauptsächlich zwei Fälle zu unterscheiden: entweder befinden sich alle Härchen aller Zellen einer gröfseren Fläche gleichzeitig in gleichen Phasen der Schwingungen, oder die Schwingungen sind nicht synchronisch; in letzterem Falle kann wiederum entweder eine gewisse Gesetzmäfsigkeit und Regelmäfsigkeit in der zeitlichen Aufeinanderfolge der Einzelschwingungen sich zeigen, so dafs z. B. eine bestimmte Phase, Beugung oder Streckung, successive wie eine Welle die in bestimmter Richtung nebeneinanderstehenden Flimmerhärchen ergreift, oder es findet gar keine bestimmte Ordnung statt. Der Gesamteindruck des Phänomens unter diesen verschiedenen Bedingungen ist schwer zu beschreiben, da eben nicht die kombinierten Bewegungen selbst, sondern nur der durch dieselben bedingte Wechsel von Licht und Schatten, und bei Profilansichten die

---

[1] MARTIUS, *Arch. f. Physiol.* 1884. p. 456.

Veränderungen der Grenzlinien zur Wahrnehmung kommen. Bei synchronischer Beugung und Streckung aller Cilien zeigt sich eine regelmäfsig alternierende Hebung und Senkung des Profilsaums und ein regelmäfsiges Abwechseln zwischen Licht und Schatten. Bei successivem Fortschreiten einer bestimmten Phase nach einer Richtung zeigt die Grenzlinie eine in entsprechender Richtung fortschreitende Wellenbewegung, und ebenso schiefsen wellenförmige Lichter über die flimmernde Fläche hin; der optische Effekt ist derselbe, wie bei einem im Winde wogenden Getreidefeld. Bei ordnungsloser Thätigkeit der Einzelzellen nimmt man ein regelloses Flimmern oder Rieseln von Lichtpunkten wahr. VALENTIN hat sich bemüht, den verschiedenen Habitus des Phänomens unter verschiedenen Verhältnissen genauer zu beschreiben und durch bildliche Vergleiche zu verdeutlichen.

Die Flimmerbewegung kommt aufser durch die eben beschriebenen direkten Erscheinungen auch noch durch gewisse von ihr hervorgebrachte Effekte zur Wahrnehmung, und zwar durch zweierlei Arten sekundärer Bewegungen, welche die kombinierte Thätigkeit der schwingenden Cilien zustande bringt. Legt man ein Stückchen einer mit Flimmerepithel besetzten Schleimhaut unter das Mikroskop und richtet sein Augenmerk auf den freien Rand des Präparats und die angrenzende Flüssigkeit, so bemerkt man, dafs allerhand kleine Formbestandteile, z. B. Blutkörperchen, Pigmentkörnchen, in der Nähe des Flimmersaums sich in lebhaftester Bewegung befinden, sich demselben nähern und längs seines Randes grofse Strecken weit fortgerissen oder auch von dem Rande lebhaft weggeschleudert werden, um sich ihm aufs neue zu nähern u. s. f. Setzt man zu einem solchen Präparat feines Kohlenpulver, so entsteht ein aufserordentlich lebhaftes Wimmeln der kleinen Partikelchen. Die Bewegungen der Härchen bringen aber unter Umständen einen andren Effekt, eine Bewegung des mit Flimmerepithel besetzten Gebildes selbst hervor, indem sie wie Ruder wirken; Bedingung hierzu ist eine gewisse Kraft der Schwingungen und hinreichende Kleinheit und Freibeweglichkeit des Objekts. Fast in jedem Präparat findet man zufällig abgetrennnte einzelne Flimmercylinder oder kleinere Gruppen derselben, welche je nach der Kraft der Cilienschwingungen, je nach dem Modus derselben entweder im Sehfeld in bestimmter Richtung sich fortbewegen, oder um ihre Achse rotieren, oder nur hin- und herschwingen. Ja wir finden Ortsbewegungen flimmernder Körper häufig sogar als normalen physiologischen Effekt, oder, wenn wir so sagen wollen, als Zweck der Flimmerbewegung, so bei den wunderbaren Schwärmsporen der Algen, deren eigentümliche, durch ihren Namen angedeutete Bewegungen lediglich durch Schwingungen eines Wimperbesatzes hervorgebracht werden, vor allem aber bei ganzen Klassen niederer Tierarten, deren willkürliche Ortsveränderung lediglich durch die Thätigkeit des ihre Oberfläche bekleidenden Flimmerüberzugs ermöglicht wird.

Um eine genügende Antwort auf die schwierige Frage nach dem Wesen und der Entstehung der Flimmerbewegung zu

finden, ist es vor allem erforderlich, die Bedingungen, unter welchen sie sich zeigt, die Momente, welche einen begünstigenden oder störenden Einfluſs auf dieselbe ausüben, zu studieren.[1] Die wesentlichen Bedingungen für die Aktivität der Flimmerzelle liegen unstreitig in ihr selbst. Der Beweis für diesen Satz wird durch die Thatsache geliefert, daſs die isolierte Flimmerzelle, sobald sie sich in einem indifferenten Medium befindet, in derselben Weise zu arbeiten fortfährt, wie in ihrer ursprünglichen Verbindung mit den Nachbarzellen und den unterliegenden Geweben, so lange sie selbst unversehrt ist. Die Bewegung erhält sich an der vom Körper entfernten Zelle allerdings nur eine gewisse Zeit lang, erlahmt allmählich und erlischt endlich auch unter den günstigsten Verhältnissen vollständig; allein dies beruht nicht auf dem Fortfall besonderer in der normalen Gewebsverbindung begründeten Einflüsse, sondern auf der allen tierischen Gebilden eignen Abhängigkeit von der Ernährung.

Die Zeit, in welcher man sich bemühte, spezifische Unterschiede zwischen den der Flimmerbewegung und den der Muskelbewegung zu Grunde liegenden Vorgängen nachzuweisen, ist längst vorüber. Während man früher erkannt zu haben glaubte, daſs gewisse äuſsere Einflüsse, welche hemmend oder fördernd auf die eine der beiden verglichenen Motilitätserscheinungen einwirkten, gar keine oder die gerade entgegengesetzte Wirkung auf die andre ausübten, und daraus auf eine innere Verschiedenheit von Flimmer- und Muskelaktion schloſs, kann gegenwärtig kein Zweifel bestehen, daſs die Thätigkeit der Flimmerhärchen hinsichtlich ihrer Abhängigkeit von äuſseren Bedingungen derjenigen der Nerven und der Muskeln, kurz der erregbaren Substanzen überhaupt, auf das innigste verwandt ist. Wie die letzteren des Sauerstoffs zur Erhaltung ihrer Leistungsfähigkeit bedürfen, so auch die ersteren. Kühne beobachtete flimmernde Schleimhäute von Anadonten in Räumen, welche mit reinem Wasserstoff erfüllt waren, und sah die Thätigkeit der Wimpern bald erlöschen, bei Zuleitung selbst äuſserst geringer Mengen von Sauerstoff aber sofort wieder erwachen. Der elektrische Strom ferner, welchen wir als ein so ungemein kräftiges Reizmittel für Nerven und Muskeln befunden haben, ist dies in gleichem Sinne auch für die Cilienbewegung. Kistiakowsky brückte mittels einer eigenartigen Vorrichtung die lospräparierte Rachenschleimhaut des Frosches über die Elektroden eines konstanten Stroms oder der Wechselströme des

[1] Vgl. Purkinje u. Valentin, *De phaenom. generali et fundamentali motus vibrator.* Vratislaviae 1835. — Valentin, R. Wagners *Hdwörtbch.* Art. *Flimmerbewegung.* Bd. I. p. 484. — Virchow, *Arch. f. pathol. Anat.* 1854. Bd. VI. p. 133. — Koelliker, *Ztschr. für wiss. Zool.* 1856. Bd. VII. p. 251. — Calliburcès, *Compt. rend.* 1858. T. XLVII. p. 638. — Cl. Bernard, *Leçons sur les propriétés des tissus vivants.* Paris 1865. p. 146. — Kistiakowsky, *Wiener Stzber.* Math.-natw. Cl. II. Abth. 1865. Bd. LI. p. 263. — Roth, *Arch. f. pathol. Anat.* 1866. Bd. XXXVI. p. 145 Bd. XXXVII. p. 184. — W. Kühne, *Arch. f. mikrosk. Anat.* 1866. Bd. II. p. 372. — Th. W. Engelmann, *Über die Flimmerbewegung.* Leipzig 1868; *Jenaische Ztschr. f. Med. u. Naturw.* 1868. Bd. IV.; Pflügers *Arch.* 1877. Bd. XV. p. 493; Hermanns *Hdb. d. Physiol.* 1878. Bd. I. p. 387. — Grützner u. Luchsinger, *Physiol. Stud.* Leipzig 1882. Art. *Flimmerbewegung* von Grützner.

Magnetelektromotors, und maſs die Energie der Bewegung während, vor und nach der Schlieſsung der Ströme an der Geschwindigkeit, mit welcher ein an einem Kokonfaden hängendes, der Flimmerhaut aufliegendes Siegellackkügelchen über dieselbe hin bewegt wurde. Es ergab sich konstant, daſs die Geschwindigkeit während der elektrischen Reizung auf das doppelte und mehr wuchs. Wie bei andern kontraktilen Gebilden zeigte sich ferner eine Nachwirkung des Reizes, der Einfluſs der Ermüdung bei wiederholter Reizung; eine Abhängigkeit des Reizerfolgs von der Richtung des konstanten Stroms lieſs sich nicht erkennen, wohl aber eine Einmischung der Erscheinungen der Modifikation der Erregbarkeit durch den Strom — lauter Angaben, welche später auch ENGELMANN mittels verbesserter Untersuchungsmethoden bestätigt hat. Sehr entschiedene Analogien bestehen auſserdem, wie CALLIBURCÈS und nach ihm CL. BERNARD zeigten, zwischen den durch verschiedene Temperaturgrade auf Muskeln und Nerven einerseits, Flimmerzellen anderseits hervorgerufenen Wirkungen. Bei längere Zeit dauernder Erwärmung auf 50° C. gerät der Muskel in Wärmestarre, verliert der Nerv schnell seine Erregbarkeit, steht aber auch die Flimmerbewegung nach anfänglicher Beschleunigung für immer still; vorübergehende Steigerung der Temperatur innerhalb der Grenzen von 0° und 50° bis 60° C. vermehrt die Frequenz der Schwingungen und erhöht wiederum nicht nur die Erregbarkeit der Nerven, sondern bringt auch die Muskeln zur Verkürzung (s. Bd. II. p. 80 u. 122); unter 0° etwa zwischen —3° C. bis — 6° C. erlöschen alle drei hier in Parallele gestellten Lebensthätigkeiten gleichmäſsig. Endlich wird noch die innere Verwandtschaft der den Nerven, Muskeln und Flimmerzellen eigentümlichen physiologischen Leistungen durch eine ganze Reihe älterer und neuerer Beobachtungen über den begünstigenden oder hemmenden Einfluſs gewisser chemischer Agenzien auf dieselben demonstriert. Hierher gehört namentlich die Entdeckung VIRCHOWS, daſs verdünnte Lösungen der fixen Alkalien die Flimmerbewegung beschleunigen oder, wenn sie erloschen ist, wieder in Gang bringen, und die vielfach gemachte Erfahrung, daſs Säuren aller Art, unter ihnen auch die Kohlensäure, gerade umgekehrt die Flimmerbewegung verlangsamen oder bei intensiverer Einwirkung gänzlich aufheben. Wir erinnern an die ähnlichen Wahrnehmungen bei Nerven und Muskeln, und bemerken hinsichtlich der Kohlensäure noch, daſs der schädliche Einfluſs derselben bezüglich der Flimmerzellen ebensowenig wie im Falle der motorischen Nervenstämme (s. Bd. I. p. 605) absolut tödlich ist, sondern bei Zufuhr atmosphärischer Luft oder bei Absättigung durch Alkalien aller Art, nach ENGELMANN selbst durch das sonst höchst destruktive Ammoniak, zum Verschwinden gebracht werden kann. Ebenfalls nur vorübergehend ist die Hemmung der Flimmerbewegung durch Ätherdampf, während das Chloroform, dessen muskelerstarrende Wirkung bekannt ist, auch die Lebensthätigkeit

er Wimperzellen dauernd zu vernichten scheint. Dafs Siedehitze, arke Mineralsäuren, konzentrierte Alkalilösungen, Alkohol u. s. w., elche die chemische Konstitution der Flimmerzellensubstanz irgendie verändern, die Bewegung sistieren, war von vornherein zu warten. Nach KOELLIKER wirken auch konzentriertere Lösungen eutraler Alkalisalze, z. B. eine Kochsalzlösung von 5 %, uninstig auf die Flimmerbewegung, es kann die so geschädigte aber irch Zusatz von Wasser wieder belebt werden; Zusatz verdünnter ösungen von Kochsalz oder phosphorsaurem Natron zu frischen räparaten beschleunigt hingegen die Bewegung. Ähnliche Verältnisse werden wir auch bei den Samenfäden, welche eben nichts ndres als einwimprige Flimmerzellen sind, antreffen.

Nach diesen Erfahrungen wird man allerdings nicht umhin innen, der die Flimmerbewegung hervorbringenden Substanz eine r Nerven- und Muskelsubstanz entsprechende Erregbarkeit zuzukennen und die ganze Erscheinung allgemein als einen Kontraktitätsvorgang zu bezeichnen. Eine wirkliche Erklärung der Flimmerwegung aber ist damit selbstverständlich nicht gegeben und kann erhaupt nicht eher erwartet werden, als bis Wesen und Bedingungen r Kontraktilität selbst unsrer Erkenntnis erschlossen sein werden.

Die Dienste, welche die Flimmerbewegung leistet, sind nicht llkommen klar. So viel Vermutungen auch darüber aufgestellt nd, so existiert doch keine, gegen welche nicht gewichtige Einände sich erheben liefsen, welche nicht für diese oder jene rtlichkeit unwahrscheinlich oder sicher unrichtig wäre. So nahe r Gedanke liegt, dafs die schwingenden Härchen mechanische ienste leisten, also etwa zur Erzeugung von Strömungen in Flüssigeiten oder zur Fortschaffung kleiner Formelemente in gewissen ichtungen bestimmt sind, in so grofse Verlegenheit gerät man bei er speziellen Durchführung dieser Mutmafsung. Beispielsweise t für das Flimmerepithel der Hirnhöhlen und des Rückenmarksanals gar nicht abzusehen, was durch die Strömung der cerebrospinalen Flüssigkeit fortgeschafft werden, oder zu welchem Beufe überhaupt eine Strömung daselbst stattfinden sollte. Von den ahllosen mechanischen Verrichtungen, mit welchen man die Flimmerellen betraut hat, erwähnen wir nur wenige. Die Flimmerbewegung i den Tuben und dem Uterus hat man teils als Transportmittel ir die Eier, teils als solches für die Samenfäden in Anspruch geommen. Letztere Annahme ist mit dem Nachweis, dafs die Cilien i der Richtung von den Ovarien nach dem *os uteri* zu schwingen, iderlegt; erstere erklärt allenfalls die Bewegung der kleinen Säugereier durch die Tuben, läfst aber den Zweck der Auskleidung des esamten Uterus mit Flimmerepithel dunkel. Auf Schleimhäuten hreibt man meist dem Flimmerepithel die Aufgabe zu, das hleimige Sekret nach dem normalen Ausweg zu befördern. Hiergen läfst sich aber einwenden, dafs im Normalzustand von der

Nasen- und Bronchialschleimhaut z. B. gar kein Sekret nach aufsen befördert wird. Eine andre Vermutung, dafs die Flimmerbewegung in den Luftwegen vielleicht zur Beförderung des Gasaustausches beitrüge, verdient bei der an und für sich schon sehr grofsen Geschwindigkeit der Gasdiffusion kaum ernstliche Berücksichtigung. Nur bei solchen Gebilden, welche durch ihre schwingenden Cilien selbst in Bewegung gesetzt werden, wie bei den Schwärmsporen der Algen oder den Samenfäden der verschiedenen Tierarten, ist die mechanische Bestimmung der Flimmerzellen zweifellos.

ZWEITES KAPITEL.

MUSKELBEWEGUNGEN.

§ 149.

Allgemeines. Die Aufgabe dieses Kapitels ist bereits kurz skizziert worden, sie beschränkt sich auf die Mechanik gewisser zusammengesetzter Bewegungen, deren Organe die animalischen willkürlichen Muskeln in ihren gegebenen Verbindungen mit dem komplizierten Hebelmechanismus des tierischen Skeletts sind. Die unentbehrliche Grundlage für das physiologische Verständnis der tierischen und insbesondere der menschlichen Bewegungsmaschine ist eine vom Gesichtspunkte der Mechanik aus durchgeführte anatomische Analyse des Skeletts und seiner Muskeln. Gestalt, Länge, Gewicht der einzelnen Hebelglieder, Beschaffenheit ihrer wechselseitigen Verbindung durch sogenannte Gelenke, Modus und Grenzen der durch die Form der Gelenkflächen, Lage, Gestalt und Länge der Bänder und Kapseln gegebenen Beweglichkeit in diesen Gelenken, endlich Länge, Querschnitt und Ansatzverhältnisse sämtlicher Skelettmuskeln sind die von der Anatomie mit mathematischer Genauigkeit zu liefernden Data, aus welchen die Physiologie eine exakte Mechanik der tierischen Bewegungen konstruieren soll, so exakt, als sie für irgend eine tote Maschine verlangt wird. Die Anatomie hat sich seit längerer Zeit und ganz besonders in neuester Zeit vielfach bemüht, jene Grundlagen in verwertbarer Genauigkeit herzustellen, ist jedoch noch keineswegs zum Abschlufs gelangt; trotz einer Reihe klassischer Untersuchungen, als deren Muster zweifelsohne die Arbeiten von Ed. und W. Weber über die Mechanik der menschlichen Gehwerkzeuge zu betrachten sind, genügen doch die gewonnenen Resultate nur unvollkommen den Ansprüchen einer strengen mathematischen Behandlung der Aufgabe. Sehen wir indessen von dieser idealen

Auffassung der Aufgabe ab, so dürfen wir bekennen, dafs die Grundzüge der Mechanik mit ziemlicher Bestimmtheit für alle Teile der Bewegungsmaschine festgestellt sind.

Wir überlassen es der Anatomie, Glied für Glied der Bewegungsmaschine vom mechanischen Gesichtspunkt aus zu beschreiben, jeden einzelnen Knochen, jedes Gelenk, jeden Muskel auf seine mechanischen Eigenschaften zu prüfen, und begnügen uns damit, nach der Andeutung einiger allgemeiner Verhältnisse die schon genannten wichtigsten Bewegungen selbst spezieller zu analysieren.[1]

§ 150.

Der Mechanismus der menschlichen Bewegungsmaschine.[2] Wir unterscheiden in der menschlichen Bewegungsmaschine ein festes Zentrum, den Rumpf, und die beweglicheren vom Rumpf getragenen peripherischen Teile, Kopf und Extremitäten. Jeder dieser Teile besteht aus passiven Bewegungswerkzeugen, dem knöchernen Gerüste, und aktiven Bewegungswerkzeugen, den Muskeln.

Betrachten wir zuerst den Mechanismus des Rumpfs. Das knöcherne Gerüste desselben, die Wirbelsäule mit ihren Anhängen, gibt, obwohl sie einen vielfach gegliederten Stab vorstellt, dem Rumpf seinen hohen Grad von Festigkeit und Steifheit, durch welche er einerseits eine sichere Behausung für die von ihm eingeschlossenen zarten Eingeweide, anderseits geeignet wird, bei den Ortsbewegungen des Menschen leicht als Ganzes fortgetragen zu werden, drittens aber auch selbst ein passender Träger der beweglichen Glieder wird. Der aufrechte Gang des Menschen wäre ohne feste Wirbelsäule unmöglich oder wenigstens nur mit Aufbietung grofser Muskelkräfte, durch welche die Form einer in ihren Gliedern leicht beweglichen Wirbelsäule unverändert erhalten würde, möglich. Dieselbe ist aber keineswegs absolut fest, sondern sie besitzt eine beschränkte Beweglichkeit in verschiedenen Richtungen; es ist von grofsem Interesse, die mechanischen Bedingungen dieser paradoxen Eigenschaften, grofser Festigkeit bei mannigfacher, wenn auch beschränkter Beweglichkeit aufzusuchen. Bekanntlich besteht die Wirbelsäule im engeren Sinne (ohne Kreuz- und Steifsbein) nicht aus wenigen, langen, durch Gelenke verbundenen Hebeln, welche durch Winkelbildung in den Gelenken die allgemeine Form veränderten, sondern aus 24 relativ

---

[1] Vgl. namentlich H. MEYER, *Lehrb. d. physiol. Anatomie.* Leipzig 1856, u. in seinen späteren Auflagen. — C. LUDWIG, *Lehrb. d. Physiol.* 2. Aufl. Leipzig 1857. Bd. I. p. 490. — HENKE, *Hdb. d. Anat. u. Mechanik d. Gelenke.* Leipzig u. Heidelberg 1863. — HENLE, *Hdb. d. systemat. Anat.* I. Bd. 2. Abth. Braunschweig 1856. — H. MEYER, *Die Statik u. Mechanik d. menschl. Knochengerüstes.* Leipzig 1873.

[2] Als Grundwerk ist hier zu bezeichnen W. u. ED. WEBERS *Mechanik d. menschl. Gehwerkzeuge.* Göttingen 1836.

niedrigen und breiten Knochenstücken, welche untereinander durch zwischengelegte, ebenfalls niedrige, aber sehr elastische Bandscheiben zum Ganzen verbunden sind. Jede solche Bandscheibe gestattet eine Bewegung je zweier durch sie verbundener Wirbel gegeneinander, allein vermöge der grofsen Elastizität ihres Gewebes eine aufserordentlich geringe, da die elastische Gegenwirkung rasch wächst und dem Zuge der Muskelkraft bald Einhalt gebietet. Die Bewegung ist möglich durch einseitige Kompression und Extension, oder auch durch Torsion der elastischen Bandmasse; die elastischen Kräfte stellen jedesmal nach dem Aufhören des bewegenden Muskelzugs die ursprüngliche Lage der Wirbel wieder her, ersparen demnach die bei Gelenkverbindungen notwendige Thätigkeit antagonistischer Muskeln, während sie zugleich die Erhaltung der natürlichen Form der Wirbelsäule sichern. So klein die Beweglichkeit je zweier Wirbel gegeneinander ist, so können doch gröfsere Strecken der Wirbelsäule verhältnismäfsig beträchtliche Beugungen dadurch erhalten, dafs eine Reihe hintereinander gelegener Wirbel in gleichem Sinne gegeneinander bewegt wird, die geringen Einzelbewegungen sich also summieren. Auf diese Weise wird durch die gröfsere Zahl der mit geringer Beweglichkeit begabten Stellen derselbe Effekt, dieselbe relative Näherung zweier bestimmter Punkte erzielt, welche durch ein einziges, grofse Verschiebungen gestattendes Gelenk nur mit Beeinträchtigung der notwendigen Festigkeit und mit grofser Gefahr für das von der Wirbelsäule eingeschlossene Rückenmark zu erreichen gewesen wäre. Es verhält sich die Wirbelsäule wie ein elastischer Stab, welcher trotz geringer Verschiebbarkeit seiner einzelnen Nachbarmoleküle gegeneinander bei vollkommener Elastizität dennoch beträchtlich selbst bis zur Berührung seiner entgegengesetzten Endpunkte gebeugt werden kann und bei dem Nachlassen der bewegenden Kraft seine ursprüngliche Form wieder annimmt. Die beschriebene Verbindung der Wirbel durch elastische Scheiben hat aber zugleich noch einen weiteren wesentlichen Nutzen: wären an ihrer Stelle Gelenkverbindungen mit unmittelbarer Berührung der starren Knochen, so würde jeder Stofs, den die Wirbelsäule von unten her erleidet, z. B. beim Sprung, mit ungeminderter Heftigkeit sich bis zum Kopf fortpflanzen und das in demselben eingeschlossene Gehirn in nachteiliger Weise erschüttern. Die elastischen Zwischenscheiben stellen eine Reihe von Stofskissen dar, welche den Stofs bei seiner Fortpflanzung mehr und mehr schwächen.

Es wird nun zwar die Biegsamkeit der Wirbelsäule lediglich durch die Zwischenwirbelknorpel vermittelt; allein die wirklich ausführbaren Bewegungen sind beschränkter, als sie sein müfsten, wenn die elastische Kraft der Bandscheiben allein ihre Begrenzung bestimmte, d. h. wenn je zwei Wirbel sich unbehindert so weit nach allen Richtungen gegeneinander beugen oder um eine vertikale Achse gegeneinander verdrehen könnten, bis die elastische Kraft der

komprimierten, gedehnten oder torquierten Knorpel dem Zuge das Gleichgewicht hielte. Wir finden an allen Abteilungen der Wirbelsäule Anstalten, welche den Bewegungen eine nähere feste Grenze setzen, und zwar an den verschiedenen Abteilungen verschiedene Arten der Bewegung beschränken. Diese Einrichtungen bestehen in den gelenkartigen Verbindungen der benachbarten Wirbelbogen untereinander. Je nach der Richtung der sich berührenden Flächen der Gelenkfortsätze, jenachdem ihre Berührungsebene mehr einer von vorn nach hinten oder mehr einer von rechts nach links durch den Rumpf gelegten senkrechten Ebene parallel gerichtet ist, oder mehr eine wagerechte Lage hat, werden diese Gelenke die Beugung und Achsendrehung der Wirbelsäule oder eines Abschnitts derselben gestatten, beeinträchtigen oder gänzlich unmöglich machen müssen. Hinge der Bewegungsumfang lediglich von der Elastizität der Wirbelknorpel ab, so müfste, wie sich aus einer von den Gebrüdern Weber nach den Durchmesserverhältnissen der Knorpel ausgeführten Berechnung ergibt, der Rückenteil der Wirbelsäule etwa in gleichem Grade beugsam wie der Lendenteil, trotz der beträchtlich verschiedenen Länge beider, der Halsteil dagegen etwa dreimal beugsamer als letzterer sein. In Wirklichkeit ist allerdings der Halsteil der beweglichste in allen Richtungen, der Rückenteil aber aufserordentlich wenig beweglich, wenig drehbar um die Vertikalachse, fast ganz unbeweglich in der Richtung von vorn nach hinten, und der Lendenteil zwar beträchtlich beugsam von vorn nach hinten, dafür aber der seitlichen Beugung und der Achsendrehung fast ganz unfähig. Die aus der Anatomie bekannte abweichende Gestalt der Gelenkverbindungen an den drei Abteilungen der Wirbelsäule erklärt diese Verschiedenheiten der Beweglichkeit leicht und vollständig.

Die Wirbelsäule stellt nicht einen geraden, sondern einen mehrfach in der Richtung von vorn nach hinten gekrümmten Stab dar: der Halsteil (*a b* Fig. 186) ist schwach konvex nach vorn, der Rückenteil (*b c*) dagegen zwischen 6. Halswirbel und 9. Brustwirbel stark konkav, der Lendenteil (*c p*) wieder bis zum Promontorium (*p*) schwach konvex, das Kreuzbein bis zur Steifsbeinspitze (*e*) stark konkav. Ihre Tragfähigkeit beruht demnach auf dem Prinzip der mehrfach gebogenen elastischen Federn.

Die normale Krümmung der menschlichen Wirbelsäule schwankt nach H. Meyer zwischen zwei Grenzlagen: einer aufrechten, der „militärischen" (die ausgezogene Linie *a e* Fig. 186), und einer zusammengesunkenen, der „nachlässigen" (die punktierte Linie *a e*). Die erstere wurde von ihm und Horner[1] durch Messung der Profilabstände zwischen dem durch die Hautbedeckungen hindurch gut fühlbaren Einknickungspunkt in der Mitte des dritten Kreuzbeinwirbels (*K*) einerseits, und dem *malleolus externus*, vorderem Rand des Trochanter und *processus mastoides* resp. Atlasgelenk anderseits

[1] Vgl. Horner, *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1854. p. 490. — H. Meyer, *Die Statik u. Mechanik des menschl. Knochengerüstes.* Leipzig 1873. p. 216 u. 217.

am Körper eines Lebenden näher festgestellt, die zweite von den Gebrüdern WEBER durch ein sinnreiches freilich nur an Leichnamen ausführbares Verfahren zur Anschauung gebracht. Sie gossen den ganzen Körper eines normal gebauten Kadavers in Gips ein, durchsägten die unverrückbar eingeschlossene Wirbelsäule der ganzen Länge nach genau in der Mittellinie und liefsen die so erhaltene Schnittfläche stereotypieren und abdrucken. Eine zweite vortreffliche Methode ist ebenfalls von ED. WEBER ausgedacht und ausgeführt worden; es wurde der Rumpf eines wohlgebauten Soldaten frisch skelettiert mit Erhaltung aller Bänder und im frischen Zustande in richtiger Aufstellung von verschiedenen Seiten her (aus gehöriger Entfernung) photographiert. Beide Ruhelagen der Wirbelsäule mit ihren so abweichenden Relationen zur Konjugatenachse des Beckens ($p\ s$) und zur Symphyse s sind auch funktionell voneinander unterschieden, insofern bei der „militärischen" MEYERS die Wirbelsäule ihre Stütze ganz in sich selbst, bei der „nachlässigen" dagegen ausschliefslich aufserhalb, insbesondere in dem elastischen Widerstand der Bauchwandungen findet, welche durch die bei zusammenfallender Wirbelsäule nach unten und vorne gedrängten Baucheingeweide gedehnt werden und dadurch dem weiteren Zusammensinken der Wirbelsäule eine Grenze setzen, der Wirbelsäule selbst aber einen Halt gewähren.

Fig. 186.

So gering die Beweglichkeit der Wirbelsäule ist, so besteht doch für die Ausführung der durch den Mechanismus gestatteten Bewegungen ein sehr kompliziertes, mannigfach gegliedertes System aktiver Bewegungsapparate, dessen Mechanik durchaus nicht etwa so einfach und klar ist, wie vielfach geglaubt wird. Es kann hier jedoch nicht unsre Aufgabe sein, die Muskulatur der Wirbelsäule speziell auf ihre Wirkung zu untersuchen, wir beschränken uns auf einige übersichtliche Andeutungen. Es gibt Muskelsysteme für die Vorwärts-, Rückwärts-, Seitenbeugung und für die Achsendrehung der Wirbelsäule; in diese Systeme gehören aber keineswegs blofs die unter dem Namen der Rückenmuskeln von der Anatomie zusammengefafsten Muskeln, sondern es reihen sich in dieselben auch sämtliche Muskeln der vorderen Rumpfwandung ein. Die Intercostales gehören ebenso zu den Bewegungsapparaten der Wirbelsäule wie die Interspinales; freilich nicht unmittelbar, wohl aber mittelbar durch Kombination ihrer Thätigkeit mit der gewisser andrer Muskeln vermögen sie Beugung und Drehung der Wirbelsäule zu erwirken. Alle eigentlichen Rückenmuskeln (und Nackenmuskeln) können, wie sich aus

ihrer Lage hinter der Achse der Wirbelsäule ergibt, nur drei Arten von Bewegung hervorbringen, Streckung nach hinten, seitliche Beugung und Drehung um die Vertikalachse; die Streckung wird durch die gemeinschaftliche Thätigkeit der beiderseitigen Muskeln, jede der beiden letzten Bewegungen durch einseitige Thätigkeit derselben, die eine oder die andre je nach den Angriffspunkten der Muskeln, hervorgebracht. Kein Rückenmuskel kann zu der Beugung der Wirbelsäule nach vorn beitragen. Die Anatomie lehrt uns in der dicken, vielfach gespaltenen Rückenmuskelmasse nach dem Ansatz solche Muskeln unterscheiden, welche von Dornfortsatz zu Dornfortsatz gehen, solche, welche von Querfortsatz zu Querfortsatz gehen, und endlich solche, welche schräg zwischen Dornfortsätzen und Querfortsätzen ausgespannt sind; wir unterscheiden ferner Muskeln, welche nur von einem Wirbel zum nächsten Nachbar gehen, und solche, welche mehrere Wirbel überspannen. Alle diese Muskeln können, wenn sie auf beiden Seiten zugleich wirken, nur eine Bewegung, Streckung (oder Beugung) der Wirbelsäule nach hinten bewirken, den Effekt der einseitigen Thätigkeit jedes Muskels lehrt uns eine einfache Betrachtung der Hebelverhältnisse. Er wird um so mehr zur seitlichen Beugung beitragen, je mehr die Richtung seines Zugs sich der Verltikallinie nähert, je weiter von der Mittellinie entfernt sein Ansatz, je länger also der Hebelarm ist, an dem er wirkt; für die Interspinales ist der Hebelarm gleich Null, dieselben können daher zur seitlichen Beugung nichts beitragen; am günstigsten gestalten sich die Verhältnisse für die Intertransversarii und den Ileo-lumbalis. Ein Muskel wird um so mehr zur Achsendrehung beitragen, je mehr seine Zugrichtung sich der horizontalen nähert; am meisten erfüllen diese Bedingung die von dem Querfortsatz des einen zum Dornfortsatz des nächsten Wirbels ausgespannten Faserbündel (*rotatores, multifidus spinae*). Welche Muskeln beugen die Wirbelsäule nach vorn? — Die Muskeln, welche den Rumpf als Ganzes beugen, ihn bei fixierten unteren Extremitäten nach vorn um die beide Oberschenkelköpfe verbindende Querachse drehen, kommen hier nicht in Betracht, sondern nur diejenigen, welche die Wirbelsäule in sich selbst nach vorn krümmen. An letzterer selbst fehlt jeder Apparat hierzu; selbst der *musculus longus colli* hat ungünstige Hebelverhältnisse für die Geradstreckung oder Vorwärtskrümmung des Halsteils. Dafür sind enorme Muskelmassen in den Muskeln der vorderen Rumpfwandung vorhanden, deren Bedeutung für die Bewegung der Wirbelsäule erst durch Ed. Weber gewürdigt worden ist.[1] Sämtliche eigentliche Rumpfmuskeln lassen sich ohne Zwang in wenige Systeme ordnen, welche aus spiralig um den Rumpf herumgelegten Muskelzügen bestehen, und ihre letzten Ansatzpunkte einerseits in Wirbelsäule und

[1] Die folgenden Angaben über die allgemeine Anordnung der Rumpfmuskeln beruhen auf Privatmitteilungen Ed. Webers an O. Funke, s. dieses Lehrb. 4. Aufl. 1866.

Kopf, anderseits im Becken finden. Eine solche Spirale bildet folgende Muskelreihe: *m. sternocleidomastoideus* der linken Seite, die *mm. intercostales interni* der rechten Seite, der rechte *serratus posticus inferior*; eine zweite beginnt am Becken rechterseits mit dem *obliquus internus*, setzt sich fort durch den linken *obliquus externus* in die linken *intercostales externi*, und läuft am oberen Ende des Brustkorbs teils durch den *scalenus medius*, teils durch den *serratus posticus superior* linkerseits in die Wirbelsäule aus. Die Spirale setzt sich aber durch den zuletzt genannten Muskel noch weiter fort, indem dessen Fasern ihrer Richtung nach mit denjenigen des *splenius capitis* der rechten Seite zusammenfallen. Dafs die genannten Muskelreihen nicht blofs willkürlich zusammengefafste sind, dafs die Gleichheit ihrer Faserrichtung nicht ein zufälliger Umstand, sondern ein wesentliches sie koordinierendes Moment ist, läfst sich leicht durch schlagende Thatsachen erweisen, von denen wir nur einige andeuten. Betrachten wir die zuletzt genannte Spirale, so sehen wir, dafs eine Verlängerung der inneren Grenzlinie des Scalenus auf dem Brustkorb genau zu derjenigen Linie überführt, welche den inneren Rändern der Intercostales dieser Seite entlang zieht, ferner direkt übergeht in die innere Grenzlinie der letzten vorderen Zacken des Obliquus, während ebenso eine Fortsetzung der unteren (hinteren) Grenzlinien des *serratus posticus superior* genau überleitet nach oben in die Grenzlinie des *splenius capitis* der andren Seite, nach unten in die hintere Grenzlinie des Obliquus, also zwei scharfe anatomisch gegebene Linien das spiralige Muskelband in seiner ganzen Länge einfassen. Eine weitere Thatsache, welche die Auffassung der genannten Muskeln als Fortsetzungen voneinander rechtfertigt, ist, dafs in den Zwischenrippenräumen, welche von den Zacken des *obliquus externus* bedeckt werden, die *intercostales externi* fehlen. Ganz ähnliche Verhältnisse stellen sich für die erstgenannte Spirale heraus, dieselben scharfen Grenzen, dieselben evidenten Übergänge. Hiernach erhalten die in Rede stehenden Muskeln wesentlich neue funktionelle Beziehungen, welche übersehen wurden, so lange man jeden für sich ohne Berücksichtigung seiner Fortsetzungen auf seine mechanischen Verhältnisse prüfte. Man hat die vorderen Rumpfmuskeln immer nur als Erweiterer und Verengerer der Brust- und Bauchhöhle, als Heber und Senker der Rippen betrachtet, und sicher kann eine Zusammenziehung des *serratus posticus inferior* z. B. allein nichts Andres als ein Herabziehen der unteren Rippen, eine Kontraktion eines Intercostalis nur eine Näherung der betreffenden zwei Rippen bewirken. Wirkt aber eine der genannten Muskelreihen zusammen, verkürzt sich z. B. die ganze zweite Reihe vom Obliquus bis zum Scalenus und *serratus posticus superior*, so mufs der Effekt derselbe sein, als wenn ein einziges kontinuierliches Faserbündel, welches zwischen dem rechten Darmbeinkamm und dem linken Rand der Halswirbelsäule über Bauch und Brust hinweg ausgespannt wäre, sich kontrahierte.

nämlich eine Drehung des Rumpfs um seine Längsachse gegen das fixierte Becken. Eine gleichzeitige Thätigkeit der beiderseitigen gegenläufigen Spiralen wird eine Beugung der Wirbelsäule nach vorn bewirken müssen, welche man gewifs mit Unrecht meistens dem *rectus abdominis* aufgebürdet hat. Es versteht sich von selbst, dafs der Kopf, wenn er durch Muskeln in seinem Gelenk fixiert ist, sich wie ein Teil der Wirbelsäule verhält, ein Zug an ihm, z. B. durch den *sternocleidomastoideus*, demnach auf die Wirbelsäule wirkt.

Es ist hier am Orte, auf ein interessantes, ebenfalls von Ed. Weber[1] festgestelltes Gesetz aufmerksam zu machen. Ein Blick auf die Muskulatur des Körpers und ganz besonders des Rumpfs überzeugt uns, von wie aufserordentlich verschiedener Länge die Fasern der verschiedenen Muskeln sind. Es liefs sich von vornherein erwarten, dafs dieser Umstand nicht zufällig ist, sondern dafs die Länge durch irgend ein Moment gesetzmäfsig bedingt wird; es liegt aber auch auf der Hand, dafs dieses Moment nicht etwa blofs die Entfernung der beiden Ansatzpunkte eines Muskels sein kann, da ja eine Vergröfserung dieser Entfernung ebensogut durch eine Verlängerung der Sehnenfasern kompensiert werden kann, und in Wirklichkeit Muskeln mit sehr entfernten Ansatzpunkten oft kürzere Fleischfasern, als solche mit relativ nahen haben. Es mufs demnach das bestimmende Moment ein funktionelles, in dem aktiven Bewegungsvorgange der Fleischfasern begründetes, kein rein mechanisches den passiven Bewegungswerkzeugen der Sehnen entnommenes sein. Nach Webers Untersuchungen hängt die Länge der Fleischfasern von der Gröfse der Bewegung, die sie hervorzubringen imstande sind, also von der Gröfse der Annäherung ihrer Ansatzpunkte ab, steht zu dieser bei allen Muskeln in einem und demselben konstanten Verhältnis. „Alle Muskeln sind, ohngeachtet die Länge ihrer Fasern von 5—453 mm differiert, doch einem und demselben Verhältnis proportional lang gemacht, dem Verhältnis der Verkürzung, die sie durch Annäherung ihrer Befestigungspunkte bei der Bewegung der Glieder erfahren.“ Dieses Verhältnis ist durchweg fast genau 2 : 1, d. h. die gröfstmögliche Verkürzung eines Muskels in seiner natürlichen Anheftung beträgt fast genau die Hälfte seiner Faserlänge. Dieses durch wiederholte Messungen an allen Muskeln eines Leichnams von Weber konstatierte Gesetz leuchtet schon aus oberflächlichen Betrachtungen ein, z. B. aus einem Vergleich des *musc. deltoideus*, bei welchem die ganze Entfernung der Ansatzpunkte durch die Länge der Fleischfasern ausgefüllt ist, mit dem Semitendinosus oder Gastrocnemius, welcher bei grofsem Abstand der Endpunkte nur kurze Fleischfasern hat. Wir können hier unmöglich alle Zahlen der Weberschen Messungen wiedergeben, beschränken uns daher auf einige Beispiele. An dem Faserkomplex, der als *multifidus spinae* und *semispinalis* beschrieben wird, wächst die Faserlänge der einzelnen Bündel mit der Zahl der Wirbel, über welche sie hinweggespannt sind, proportional. Befindet sich dagegen der eine Ansatzpunkt an dem weit beweglicheren Kopf, so ist auch die Länge beträchtlicher, als bei einem die gleiche Anzahl Wirbel überspannenden Rückgratmuskel. Bei sämtlichen Streckmuskeln des Ellenbogengelenks beträgt das Verhältnis der Länge zur Verkürzung, obwohl die Länge von 105—29 mm differiert, im mittel 1 : 0,469. Bei den Beugern, deren Länge zwischen 253 und 44 mm schwankt, 1 : 0,528; bei den Beugern und Streckern des Handgelenks 1 : 0,518. Überspannt und bewegt ein Muskel mehrere Gelenke zugleich, so fällt das Verhältnis etwas kleiner aus, so bei den langen Fingermuskeln 1 : 0,682. Dasselbe wiederholt sich am Bein.

Auf die Bewegungen der Glieder des Brustkorbs in sich, insbesondere der Rippen, die Respirationsbewegungen des Rumpfs

[1] Ed. Weber, *Ber. üb. d. Verhdl. d. Kgl. Sächs. Ges. d. Wiss.* Math.-phys. Cl. 1851. p. 63.

überhaupt, kommen wir nicht noch einmal zurück; wir haben dieselbe Bd. I. p. 319 kurz skizziert, indem wir ebenfalls Ed. Webers klare Auffassung zu Grunde legten und von einer detaillierten Erörterung mancher älteren und neueren Streitfrage über die Wirkung dieses und jenes bestimmten Muskels absahen.

Der Kopf balanciert auf dem oberen Ende der Wirbelsäule, d. h. bei aufrechter Haltung des Oberkörpers befindet sich der Schwerpunkt des Kopfs senkrecht über den Unterstützungsflächen des Atlas, auf denen er mit den Kondylen des Hinterhauptbeins ruht. Stellt man (Ed. Weber) den abgeschnittenen Kopf mit seinen Kondylen auf eine Fläche, so gelingt es ebenfalls ihn zum Balancieren zu bringen, indessen ist das Gleichgewicht hier, wie auf der Wirbelsäule, der hohen Lage des Schwerpunkts über der schmalen Basis wegen äufserst labil. Immer aber ist diese Einlenkungsart des Kopfs von grofser Wichtigkeit, insofern sie Muskelkräfte zum Tragen desselben erspart, nur geringe Muskelkräfte, welche das Überfallen bei verrücktem Schwerpunkte verhindern, erfordert. Da das Überfallen, wie die Beobachtung an uns selbst (beim Einschlafen in sitzender Stellung z. B.) und am abgeschnittenen Kopfe lehrt, wenn nicht besonders nach hinten drückende Kräfte wirken, stets nach vorn geschieht, so sehen wir auch die zur Aufrechthaltung des Kopfs bestimmten Muskeln in bei weitem überwiegender Menge und Stärke hinter dem Gelenke angebracht. Bei den Tieren, welche mit horizontaler Wirbelsäule sich bewegen, kann diese begreiflicherweise den Kopf nicht balancierend tragen; es ist indessen auch bei diesen die Erhaltung des Kopfs in der Lage nicht der kostspieligen Thätigkeit von Muskeln anvertraut, sondern sie wird hauptsächlich durch ein starkes elastisches Band, das Nackenband, vermittelt.

Der Kopf ist nach allen Richtungen hin in hohem Grade beweglich, wir können ihn in weitem Umfange von vorn nach hinten beugen, und beinahe um einen halben Kreis um seine Vertikalachse drehen; freilich erklärt sich die grofse Ausgiebigkeit dieser Bewegungen aus der sehr erheblichen Mitbeteiligung der Halswirbelsäule an denselben. Streng genommen findet sogar die Drehung des Kopfs um seine vertikale Achse in einem Gelenke der Halswirbelsäule statt, da der Schädel bekanntlich nicht auf den Gelenkflächen des Atlas, sondern auf denen des Epistropheus und zwar mit dem Atlas zusammen um den Zahnfortsatz des letzteren rotiert. Indessen wird in der Regel auch das Atlas-Epistropheusgelenk als eigentliches Kopfgelenk angesehen und demgemäfs von einer Verteilung der Kopfbewegungen auf zwei Gelenke gesprochen, von denen jedes nur eine Art von Lageveränderung gestattet. Teleologisch rechtfertigt man diese Verteilung als eine Schutzeinrichtung für das Rückenmark, welches bei gleicher allseitiger Beweglichkeit des Kopfs in einem einzigen Gelenk lebensgefährlichen Torsionen und Knickungen ausgesetzt wäre. Die nähere Einrichtung der beiden Gelenke, sowie die Beschreibung

der Muskeln, welche die Bewegung des Kopfs in horizontaler und vertikaler Ebene ausführen, setzen wir als aus der Anatomie bekannt voraus.

An dem festen Zentrum, dem Rumpf, sind zwei Paare leicht und mannigfach beweglicher, langgestreckter Hebelapparate angebracht; das eine Paar, die unteren Extremitäten, ist beim Menschen bestimmt und eingerichtet, den Rumpf zu tragen und Ortsveränderungen des ganzen Körpers hervorzubringen, während das zweite Paar, die oberen Extremitäten, dazu dient, Ortsveränderungen der Aufsendinge gegen unsern Körper zu bewirken. Ihrer verschiedenen Bestimmung gemäfs ist die Befestigung am Rumpf bei den Beinen und Armen eine wesentlich verschiedene. Der Träger der Beine ist ein mit der Wirbelsäule fest verbundener Knochengürtel, das Becken, während die Arme an einem nicht ganz geschlossenen, gegen den Rumpf in grofsem Umfange verschiebbaren Knochengürtel eingelenkt sind. Die unmittelbaren Träger der Arme, die beiden Schulterblätter, stehen direkt weder in fester noch in Gelenkverbindung mit dem Skelett des Rumpfs, nur mittelbar und einseitig sind sie durch eine lange Knochenstütze, das Schlüsselbein, an den Rumpf befestigt, und auch diese Befestigung geschieht durch eine wenn auch wenig bewegliche Gelenkverbindung. Das Schulterblatt selbst wird nur durch Muskelmassen an den Brustkorb angedrückt erhalten. Der Nutzen dieser Aufhängungsart der Arme am Rumpf ist evident. Die schon an sich sehr umfangreichen Bewegungen der Arme können beträchtlich vergröfsert werden, indem sich gleichsinnige Verschiebungen der Schulterblätter hinzuaddieren. Strecken wir unsre Arme nach beiden Seiten wagerecht aus, so ist von dieser Lage aus der Drehung im Schultergelenk sowohl in vertikaler Ebene nach oben, als auch in horizontaler Ebene nach hinten kein grofser Spielraum gestattet, wohl aber können wir die Arme bis zur Berührung der Hände über dem Kopf und hinter dem Rücken in den genannten Richtungen weiter drehen, wenn wir gleichzeitig die Schulterblätter mit heben und drehen.

Das Schultergelenk ist das freieste Gelenk des ganzen Körpers, es gestattet nach allen Richtungen die umfangreichsten Bewegungen und würde dem Arm nach oben und vorn noch gröfsere Exkursionen gestatten, wenn sich in dieser Richtung nicht in dem vorspringenden Acromion und dem *processus coracoideus*, teilweise auch in den Muskeln Hindernisse entgegenstellten. Es gehört das Schultergelenk bekanntlich zu den Kugelgelenken, und verdankt die aufserordentliche Freiheit seiner Beweglichkeit einer Einrichtung, durch welche es sich vor andern Gelenken derselben Kategorie auszeichnet. Während nämlich die Gelenkfläche des Oberarmkopfs den gröfseren Teil einer Kugeloberfläche darstellt, bildet die entsprechende Pfannenfläche am Schulterblatt nur ein kleines Segment einer Halbkugel. Das Festhalten des Gelenkkopfs in der Pfanne,

welches bei künstlichen Nufsgelenken durch Übergreifen der Pfannenfläche über die gröfste Peripherie des Kopfs bewirkt wird, welches ferner durch eine straffe Kapsel und angespannte Hilfsbänder nur mit wesentlicher Beeinträchtigung der Beweglichkeit zu bewerkstelligen gewesen wäre, wird teils durch den Luftdruck, welcher infolge der vollständigen Luftleere des von der Kapsel umschlossenen Gelenkraums die Flächen aneinander geprefst erhält, teils durch die über das Gelenk hinweglaufenden Muskeln und Sehnen vermittelt. Freilich sind die Befestigungsmittel nicht ausreichend das Ausrenken des Gelenkkopfs durch relativ geringe Gewalt zu verhindern; eine gröfsere Festigkeit war aber ohne Aufopferung eines Teils der Beweglichkeit nicht erreichbar. Die Bewegungen, welche der Oberarm in diesem Gelenk auszuführen imstande ist, sind von zweierlei Art, erstens Drehungen um den Mittelpunkt der von den Gelenkflächen beschriebenen Kugelfläche nach allen Richtungen, zweitens Drehungen um die eigne Längsachse, welchen freilich durch die Torsion der Kapsel und die Spannung der das Gelenk umgebenden Weichteile ziemlich enge Grenzen gesteckt sind.

Die Muskeln, welche den Oberarm am Schultergelenk bewegen, setzen sich sämtlich in der Nähe seines Drehpunkts an, eine Einrichtung, welche durch den beträchtlichen Umfang der Bewegungen nötig gemacht war; je näher der Ansatz eines Muskels am Hypomochlion des Hebels liegt, eine desto gröfsere Drehung vermag eine Kontraktion von bestimmter Gröfse hervorzubringen. Freilich ist durch die Kürze des Hebelarms anderseits ein gröfserer Aufwand von Kraft notwendig gemacht; allein derselbe liefs sich einfach und ohne irgend welche Beeinträchtigung der Beweglichkeit durch die Vergröfserung des Querschnitts der Muskeln decken. Wir finden daher die Muskeln, welche vom Rumpf zum Oberarm gehen, fast durchgehends von einem im Verhältnis zur Faserlänge sehr ansehnlichen Querschnitt, wie z. B. den Deltoideus. Die Anheftung der Muskeln in der Nähe des Drehpunkts war aufser durch den genannten Umstand auch durch andre Verhältnisse geboten; man denke sich den *pectoralis major*, den *latissimus dorsi* u. s. w. anstatt in der Nähe des Gelenkkopfs, dicht über dem Olecranon angeheftet; der Vorteil, welcher dabei in der gröfseren Länge des Hebelarms läge, würde völlig zu nichte gemacht durch die Hemmung, welche die einzelnen Muskeln durch ihre Spannung der Thätigkeit ihrer Antagonisten entgegen setzen würden, ferner durch den Verlust der schlanken Form des Oberarms, welche für seine mechanische Leistungen unentbehrlich ist.

Der Arm besteht aus zwei durch ein Scharniergelenk miteinander verbundenen Abteilungen, und trägt an seinem freien unteren Ende einen der Länge und Breite nach vielfach gegliederten Mechanismus, die Hand. Die mehrfache Gliederung dieses am Schulterblatte so frei beweglich eingelenkten Stabs ermöglicht es

uns, die freie Hand den mannigfachen Gegenständen unsrer Umgebung allseitig zu nähern und die belastete sicher zu tragen. Das Ellenbogengelenk ist ein Scharniergelenk und zwar, wie MEISSNER nachgewiesen, ein Schraubenscharnier, d. h. die beiden Gelenkflächen sind keine Cylinderabschnitte, sondern die Trochlea des linken Oberarms eine linksgewundene, die des rechten Arms eine rechtsgewundene Schraube, um welche die Ulna als Schraubenmutter sich bei der Beugung nach aufsen abschraubt.

MEISSNER hat diesen Beweis mit Hilfe der sinnreichen Methode von LANGER geführt, indem er durch das Gelenkende der Ulna mehrere Stifte so eintrieb, dafs sie mit der äufsersten Spitze in die Gelenkhöhle ragten und daher bei Beugung und Streckung des Arms Spurlinien auf die konvexe Gelenkfläche des Oberarms ritzten. Eine solche Spurlinie stellt einen Abschnitt eines Schraubengewindes dar; ergänzt man den fehlenden Abschnitt desselben, so ergibt sich nach MEISSNER die Höhe eines ganzen Schraubengangs zu 3—4 mm. Ein bestimmter Punkt der Ulnargelenkfläche würde sich also bei einer vollständigen Umdrehung um 3—4 mm seitlich verschieben, bei der gröfstmöglichen Drehung, welche beim Übergang aus dem Maximum der Streckung in das Maximum der Beugung stattfindet, beträgt die Verschiebung $1^1/_2$—$1^3/_4$ mm.

Das Ellenbogengelenk gestattet nur Beugung und Streckung, die Beugung in so hohem Grade, dafs Oberarm und Unterarm in sehr spitzem Winkel gegeneinandergebeugt der Hand eine Berührung des Oberarmkopfs gestatten. Betrachten wir die mäfsig gebogene Form des Arms als die natürliche, weil sie sich herstellt, wenn die elastischen Kräfte der unthätigen Antagonisten, Strecker und Beuger, sich das Gleichgewicht halten, so ist die Streckung sehr beschränkt; ihre Grenze ist erreicht, wenn Oberarm und Unterarm eine gerade Linie bilden, und zwar wird bekanntlich die Winkelbildung beider Abteilungen nach rückwärts durch das Olecranon, welches wie ein Sperrhaken eingreift, verhindert. Der Nutzen dieser Einrichtung liegt auf der Hand; der wagerecht ausgestreckte, mit seiner Beugeseite nach oben gekehrte Arm wird dadurch zu einem starren Hebel, an dessen vorderem Ende starke Lasten wirken können, ohne dafs beträchtliche Muskelkräfte aufgeboten werden müssen, um dem Umknicken des Hebels in der Mitte entgegen zu arbeiten; ein weiterer Nutzen der Einrichtung liegt in dem Schutze, den sie den über das Gelenk hinweggehenden Nerven und Gefäfsen gewährt. Wir haben schon erwähnt, dafs der Arm als ganzes im Schultergelenk um seine Längsachse in beschränktem Grade drehbar ist; die Gröfse dieser Drehbarkeit reicht nicht aus, besonders nicht in allen Lagen des Arms, eine allen Zwecken entsprechende Rotation der Hand um die Längsachse zu vermitteln. Wir finden daher noch eine zweite Stelle im Hebelapparate, an welcher diese Art der Bewegung in ziemlich ausgedehntem Mafse möglich ist; diese Stelle ist aber weder das Ellenbogengelenk, noch das Gelenk zwischen Hand und Unterarm, weil an beiden Orten

die Vereinigung dieser Bewegungsart mit denen, für welche die Gelenke anderweitig eingerichtet sind, nicht ohne Beeinträchtigung der Festigkeit und Sicherheit des Hebelapparats möglich gewesen wäre. Es ist vielmehr das Gerüste des Unterarms selbst zu diesem Zwecke der Länge nach in zwei Abteilungen, den Radius und die Ulna, gespalten, welche so miteinander an ihren oberen und unteren Enden verbunden sind, dafs der Unterarm in sich um seine Längsachse gewissermafsen torquiert werden kann. Die Ulna ist das eigentliche Skelett des Unterarms, der Hebel, an welchem derselbe im Scharnier des Ellenbogens gebeugt und gestreckt wird, der Radius dagegen wird richtiger zur Hand gerechnet, von Meyer als eine Fortsetzung der Hand in den Unterarm bezeichnet, seine Bestimmung ist, die Drehung der von ihm getragenen Hand um die Längsachse zu vermitteln. Er ist daher bekanntlich so an der Ulna befestigt, dafs sein oberes Ende in einem an der Ulna befindlichen Ring um sich selbst rotiert, sein unteres Ende dagegen um das untere Ende der Ulna herumläuft, die ideale Drehungsachse daher weder mit der Längsachse der Ulna, noch mit der des Radius zusammenfällt, sondern durch den Mittelpunkt des oberen Radiusendes und den *processus styloideus* des unteren Ulnaendes geht. Das oberste Radiusende ist so eingerichtet, dafs es in keiner Weise die Scharnierbewegungen zwischen Ulna und Oberarm beeinträchtigt, das untere Ulnaende stört dafür nicht die Streckung und Beugung, Ab- und Adduktion der Hand, welche nur mit dem Radius in einer diesen Bewegungen angepafsten Gelenkverbindung steht.

Das Handgelenk ist freier als das Ellenbogengelenk, insofern es aufser Streckung und Beugung auch Ad- und Abduktion erlaubt, aber weniger frei als das Schultergelenk, da es keine Rotation um die Längsachse gestattet. Streckung und Beugung sind in gröfserem Umfang möglich als Ab- und Adduktion. Natürlich sind auch hier Art und Umfang der Beweglichkeit durch die Form der Gelenkflächen gegeben. Die Hand bildet eine mosaikartig aus den Einzelflächen der Handwurzelknochen erster Reihe (aufser dem *os pisiforme*) zusammengesetzte, ovale, in zwei aufeinander senkrechten Richtungen konvexe Gelenkfläche, welche am Unterarm eine entsprechende Konkavität findet. Eine ziemlich schlaffe Kapsel gestattet den grofsen Umfang der Bewegungen (Beugung und Streckung beträgt einen halben Kreis); zahlreiche über das Gelenk hinweglaufende, durch Bänder angedrückt erhaltene Sehnen tragen mehr als die Kapsel zur Verhütung von Luxationen bei.

Die Hand ist der komplizierteste Mechanismus des menschlichen Skeletts. Die unendliche Mannigfaltigkeit der Bewegungen dieses Mechanismus und seiner einzelnen Glieder gegeneinander leuchtet am besten aus einer Betrachtung der zahllosen Verwendungsarten desselben ein. Trotz dieser Mannigfaltigkeit ist das Prinzip, nach welchem die Hand konstruiert ist, äufserst einfach.

e besteht aus fünf an ihren Basen verbundenen, gegliederten äben, welche auf einer Wurzel, die aus acht kleinen zweireihig ntereinander geordneten Knöchelchen zusammengesetzt ist, in einer eihe nebeneinander angeheftet sind. An jedem solchen Stabe unterheidet man zunächst ein der Wurzel aufsitzendes Grundglied, den sonannten Mittelhandknochen; die fünf Mittelhandknochen jeder Hand d zu einem tellerartigen Organ, der eigentlichen Hand, verbunden. dem unteren Ende jedes Mittelhandknochens ist die übrige iederreihe jedes Stabes frei in Gestalt eines Fingers eingelenkt; r Daumen besteht bekanntlich aus zwei, jeder andre Finger aus ei Gliedern, Phalangen. Die aus den Metakarpalknochen gebildete and besitzt sehr geringe Beweglichkeit, entsprechend ihrer Bemmung, als Unterlage für zu tragende Objekte und als Widerlt, gegen welchen die als Zangenarme gebrauchten Finger erfaſste egenstände andrücken, zu dienen. Die Beweglichkeit ihres Gests beschränkt sich darauf, eine Einwärtskrümmung ihrer beiden änder und dadurch die Bildung einer rinnenartigen Vertiefung, r Hohlhand, zu gestatten. Zu diesem Zweck ist besonders der ittelhandknochen des Daumens freier als seine Gefährten auf der Handurzel eingelenkt, und sein unteres Ende nicht durch straffe Bänder it dem seines Nachbars vereinigt, wie dies bei den übrigen Mittelhandnochen der Fall ist, sondern frei; es ist aber auch der Mittelhandnochen des kleinen Fingers etwas beweglicher als die der Mittelfinger, o daſs sein unteres Ende einigermaſsen vor die Ebene, in welcher ie übrigen liegen, vorgeschoben werden kann. Besondere, ziemlich räftige Muskeln sind in den Ballen der Hohlhand angebracht, um urch ihren Zug diese Gegenstellung der beiden Hohlhandränder ervorzubringen. Ist die Rinne hergestellt, so kann dieselbe urch rechtwinklige Umbeugung der ersten Phalangen der vier etzten Finger nach der Hohlhand zu in eine tiefe napfförmige Grube verwandelt werden, welche auch gegen den Unterarm hin urch die gegeneinander gedrängten Ballen und das *ligamentum arpi volare* abgeschlossen ist. Werden auſserdem die vier Finger akenförmig so weit eingeschlagen, daſs ihre Spitzen auf der Basis er Hand aufliegen, so ist aus der Hohlhand eine ringsum geehlossene Höhle gebildet; wird diese Höhle durch den nach innen ingeschlagenen Daumen ausgefüllt, so wird die Hand zu einer soiden abgerundeten Masse, welche als „geballte Faust“ vielfache Verwendung findet. Die Finger sind in dem Gelenk, welches sie nit dem Mittelhandknochen verbindet, einer doppelten Bewegung ähig, der Beugung und Streckung einerseits, der Ab- und Adduktion anderseits; letztere ist jedoch nur bei gestreckten Fingern ausührbar, bei gebogenen stellt das Gelenk ein einfaches Scharnier dar. Die Finger können in diesem Gelenk bis zur Bildung eines rechten Winkels mit der Hohlhand gebogen, jedoch nur so weit gestreckt erden, bis sie mit dem Metacarpus eine gerade Linie, oder

höchstens einen ganz stumpfen Winkel nach dem Handrücken zu bilden. Von besonderer Wichtigkeit für die Funktion der Hand als Greifapparat ist, daſs die Ebene, in welcher die Bewegung des Daumens sich abspielt, einen Winkel mit den parallelen, zur Hohlhand senkrechten Beugungsebenen der übrigen Finger bildet; bei geradgestreckten Fingern ist die Beugeseite des Daumens nach innen, nach der Hohlhand zu, gerichtet, der Daumen wird bei seiner Beugung vor der Hohlhand schräg vorbeigeführt. Hierdurch und durch die Beschaffenheit der Einlenkung seines Metacarpusknochens am *os multangulum majus* wird der Daumen zu den eigentümlichen Bewegungen, welche seine Dienste als „ἀντίχειρ" erfordern, geeignet. Das letztgenannte Gelenk ist ein Sattelgelenk, die Berührungsflächen desselben sind in zwei aufeinander senkrechten Richtungen konkav, respektive konvex, gestatten demnach die Drehung des Metacarpusknochens um zwei aufeinander senkrechte Achsen, Beugung und Streckung, Ab- und Adduktion, und zwar ist die Adduktion hier nicht nur bei völliger Streckung, wie bei den übrigen Fingern, sondern bei allen Graden der Beugung möglich. Die Achse, um welche die Beugung geschieht, ist so gestellt, daſs der Metacarpusknochen und mit ihm der Daumen bei der Beugung schräg an der Hohlhand vorbeibewegt wird. Durch diese Einrichtungen beider Gelenke des Daumens ist letzterem eine groſse Mannigfaltigkeit der Bewegungen gesichert; durch verschiedene Kombination von Beugung, Streckung, Ab- und Adduktion in diesen beiden mit Beugung im Phalangengelenk kann die Spitze des Daumens jeder andren Fingerspitze gegenübergestellt und auch mit der Volarfläche derselben zur Berührung gebracht werden, so daſs man den Daumen mit jedem andren Finger nach Art einer Pinzette zu verwenden imstande ist. Die Gelenke der Fingerphalangen unter sich sind sämtlich einfache Scharniergelenke, in welchen nur Beugung nach der Volarseite bis zum rechten Winkel und Streckung bis zur geraden Linie gestattet ist. Es leuchtet ein, daſs durch kombinierte Beugung der einzelnen Phalangen gegeneinander jeder Finger zu einem Haken verschiedener Krümmung, je nach dem Grade der Beugung, geformt und dieser Haken durch Beugung des Fingers im Metacarpalgelenk in verschiedenem Grade der Hohlhand genähert werden kann. Einzelne oder mehrere der vier letzten Finger zugleich können auf diese Weise Gegenstände von verschiedenem Durchmesser, deren Form sie ihre Krümmung anpassen, umklammern und durch Andrücken an die Hohlhand auch ohne Beihülfe des Daumens festhalten. Diese Art des Haltens wird indessen unsicher, sobald der Durchmesser des Objekts zu groſs wird; je weniger die hakenförmig gebogenen Finger über seinen gröſsten Umfang hinweggreifen können, je mehr der von den Fingern und der Hohlhand umschlossene Hohlraum sich auf einen halben Cylinder reduziert, desto leichter können die Gegenstände, wenn die Öffnung des Cylinders nach unten gekehrt ist, aus demselben herausgleiten.

In der Mehrzahl der Fälle gebrauchen wir daher die Hand nach Art einer zweiarmigen Zange, deren einen Arm einer oder mehrere der vier letzten Finger, deren andren der Daumen darstellt, indem wir beide Arme von entgegengesetzten Seiten her um das Objekt herumkrümmen, beide Arme dasselbe sich gegenseitig andrücken. Es bedarf keiner weitläufigen Schilderung, welche verschiedenen Formen, Lagen und Öffnungen wir dieser Zange zu geben vermögen, die Beobachtung des täglichen Lebens erteilt darüber die beste Auskunft, und lehrt zugleich, mit welcher Leichtigkeit, Sicherheit und Freiheit die Finger mit den ergriffenen Objekten in den verschiedensten Richtungen bewegt werden können. Ein treffliches Beispiel ist die Führung des Pinsels und Bleistifts, wobei freilich daran zu erinnern ist, daſs die zeichnende Hand die Feinheit und Exaktheit ihrer Leistungen nicht allein der Feinheit des Mechanismus verdankt, sondern daſs es der Muskelsinn ist, welcher den Mechanismus in so wunderbarer Weise gebrauchen lehrt.

Wir wenden uns zu den unteren Extremitäten, und schicken der Erörterung ihrer wesentlichsten Thätigkeit, der Gehbewegungen, ebenfalls eine kurze Andeutung ihrer mechanischen Eigentümlichkeiten voraus. Die Beine stellen offenbar zwei Stützen dar, bestimmt den Rumpf mit den anhängenden oberen Extremitäten und den Kopf zu tragen, weichen aber in zwei wesentlichen Punkten von dem Prinzip, nach welchem wir Tragsäulen zu konstruieren pflegen, ab. Erstens tragen sie den Rumpf mit seinem Schwerpunkt nicht möglichst niedrig über einer breiten Basis, und zweitens sind sie selbst nicht starr und unbeweglich befestigt. Der Rumpf balanciert auf den Beinen in äuſserst labiler Gleichgewichtslage, sein Schwerpunkt liegt verhältnismäſsig hoch über der äuſserst schmalen Tragbasis, d. i. der Achse, welche die Mittelpunkte der beiden am Becken eingelenkten Oberschenkelköpfe verbindet, um welche er sich mit Leichtigkeit in der Richtung von vorn nach hinten dreht. Die Beine bestehen aus mehreren durch Gelenke miteinander verbundenen Abteilungen von relativ beträchtlicher Länge und geringem Querschnitt, und können durch Zickzackbeugung in diesen Gelenken mit Leichtigkeit verkürzt werden. So sehr diese Eigentümlichkeiten dem Begriff der Tragsäulen zu widersprechen scheinen, so wichtig sind dieselben für die Funktion der Beine die Ortsbewegung des von ihnen getragenen Körpers zu bewerkstelligen.

Die Basis, mit welcher der Rumpf auf den Säulen ruht, ist ein starrer Knochenring, das Becken, in dessen hinteren Umfang die Wirbelsäule fest eingefügt ist. Der Nutzen des Beckens in seiner gegebenen Form und Einrichtung ist leicht zu begreifen. Abgesehen von seiner Bestimmung als Tragfläche für die Eingeweide und als Ausgangspunkt gewaltiger Muskelmassen zu dienen, bildet es den geeignetsten Verbindungsapparat zwischen dem Rumpf und seinen Trägern; es ist klar, daſs bei unmittelbarer Einlenkung der

Beine an der Wirbelsäule die Erfüllung ihrer Aufgabe, den Rumpf zu tragen, noch bei weitem schwieriger geworden wäre. Eine gewisse Länge der oben bezeichneten Tragachse war unumgänglich notwendig, damit wenigstens in einer Richtung, der Querrichtung, das Balancement erleichtert war, so daſs die Aufgabe der Muskelkräfte darauf reduziert werden konnte, das Überfallen des Rumpfs nach vorn und hinten zu verhüten. Das Becken hat dieselbe Funktion wie die Achse, welche die Räder des Wagens verbindet, und dementsprechend ist seine Starrheit unentbehrlich. Es ist zwar das Becken nicht absolut starr, sondern aus mehreren Stücken zusammengesetzt, welche durch nachgiebige Bandmassen untereinander verbunden sind; allein erstens ist kein Teil des Beckens in vertikaler Ebene flektierbar, was begreiflicherweise die Funktion desselben auf das tiefste schädigen würde, zweitens ist die Nachgiebigkeit der Bandverbindungen so gering, daſs sie der Last des Rumpfs gegenüber so gut wie absolut fest sind. Wo die Schambeinsymphyse abnormerweise fehlt, wird der Gang schwankend und unsicher, wo die Kreuzdarmbeinsymphyse zu locker ist, wird Stehen und Gehen unmöglich; ebenso schwierig oder unmöglich ist es, eine Zange, in deren Arme ein langer Stab locker eingeklemmt ist, mit dem Stab auf der Hand zu balancieren, während dies ohne Schwierigkeit angeht, wenn der Stab in der Zange unbeweglich befestigt, mit ihr zu einem Ganzen verbunden ist. Soll der Rumpf bei aufrechter Ruhehaltung auf den Beinen frei balancieren, so muſs die Schwerlinie des Gesamtkörpers, d. i. die aus dem Schwerpunkt des letzteren auf die horizontale Bodenfläche gefällte Senkrechte, die Drehungsachse des Beckens, welche durch die Mittelpunkte beider Hüftpfannen verläuft, schneiden. Dieser Fall mag vielleicht für die von den Gebrüdern Weber untersuchte bequeme Ruhehaltung zutreffen, nicht aber für die sogenannte militärische (s. o. p. 327) H. Meyers, bei welcher seiner Angabe nach die Schwerlinie 5 cm hinter der Hüftachse hinabläuft. Hier wird dem Hintenüberfallen des Rumpfs denn auch durch das Eingreifen einer besonderen Hülfsvorrichtung, nämlich durch die Anspannung der vorderen Beckenligamente, speziell des *lig. ileo-femorale*, begegnet. Was die Lage des Körperschwerpunkts bei gerader Körperhaltung mit anliegenden Armen anbelangt, so lauten die Angaben darüber nicht ganz übereinstimmend. Nach den Untersuchungen der Gebrüder Weber würde derselbe in einer Höhe von 8,7 mm über dem Promontorium anzunehmen sein, während H. Meyer[1] den zweiten Kreuzbeinwirbel oder den darüber befindlichen Teil des *canalis sacralis* als den gesuchten Ort bezeichnet.- Von charakteristischer Bedeutung für die aufrechte Körperhaltung ist endlich auch die

[1] H. Meyer, *Die Statik u. Mechanik d. menschl. Knochengerüstes.* Leipzig 1873. p. 204.

Neigung des Beckens, der Winkel also, welchen die verlängert gedachte Konjugatenachse des Beckens ($p\,s$ Fig. 186) mit der horizontalen Bodenfläche bildet. Die Gebrüder Weber haben denselben im mittel auf 63° 51′ bestimmt, nach den sorgfältigen Messungen H. Meyers[1] beträgt er indessen für das ungezwungen aufrechte Stehen mit parallelen Beinachsen bei Männern durchschnittlich gegen 50°, bei Frauen gegen 55°, für das militärische Stehen mit Knieschlufs und auswärts gerichteten Fufsspitzen bei den ersteren über 50°, bei letzteren ungefähr 60°.

Das **Hüftgelenk**, welches den Oberschenkel mit dem Becken verbindet, gehört zu den sogenannten Nufsgelenken; der sphärische Gelenkkopf greift in die halbkugelige Pfanne ein, beide Gelenkflächen haben denselben Halbmesser, die Pfannenfläche liegt daher bei allen Drehungen des Kopfs demselben vollständig an. Das Hüftgelenk bedarf einer grofsen Festigkeit, deren Ursachen wir näher zu prüfen haben. Die Pfanne an sich kann den Schenkelkopf nicht zurückhalten, da ihre Wölbung nicht einmal dem ganzen Umfang einer Halbkugelschale entspricht, der Schenkelkopf also unfehlbar aus ihr herausfallen würde, auch wenn geringere Lasten als die des freihängenden Beins an demselben zögen. Ferner ist es bei aufrechter Körperhaltung ebensowenig die Last des Rumpfs, welche die Pfanne dem Femurkopfe andrückt, denn letzterer ist bekanntlich nicht vertikal von unten her, sondern von der Seite her in die Pfanne eingefügt, indem er an einem nahezu horizontalen Seitenast des Schenkelknochens, dem Schenkelhals, aufsitzt. Eine besondere Bedeutung wird häufig dem sogenannten *labrum cartilagineum*, einem dem Pfannenrande aufgehefteten elastischen Ringe, beigemessen, welcher den Schenkelkopf etwas jenseits seiner gröfsten Kreisperipherie umfafst und denselben also vermöge seiner elastischen Kräfte in der Pfanne zurückhalten mufs. Letztere sind indessen so gering, dafs sie schon durch die Last der Beine überwunden werden, sobald die übrigen fixierenden Momente in Wegfall kommen. Weit richtiger haben die Gebrüder Weber die Bestimmung des *labrum cartilagineum* darin gesucht, als gut schliefsendes Ventil zu dienen, welches das Eindringen von Flüssigkeiten und Falten der Kapselmembran in den Binnenraum der Pfanne verhütet. Es sind ferner auch nicht die Bänder oder die Kapselmembran der Gelenke, welche das Verharren des Schenkelkopfs in der Pfanne bedingen, dieselben dienen nur zur Beschränkung gewisser Bewegungen und zur Verhütung der drohenden Luxation bei gewissen Drehungsextremen der Schenkel; es ist endlich auch nicht den über das Hüftgelenk hinweggehenden Muskeln die Erhaltung desselben übertragen, sondern vielmehr, wie die Gebrüder Weber bewiesen haben, dem Druck der atmosphärischen Luft, welcher die Gelenkflächen von aufsen aneinander prefst und das Gewicht des am Rumpfe hängenden Beins nahezu ganz

[1] H. Meyer, a. a. O. p. 301.

äquilibriert. Wie wichtig dieser Umstand für die Gehbewegungen ist, werden wir später erörtern, sein thatsächliches Vorhandensein ergibt sich aus folgenden Versuchen. Schnitten die Gebrüder WEBER am Leichnam sämtliche Muskeln durch, welche das Bein mit dem Rumpfe verbinden, so fiel der Kopf doch nicht aus der Pfanne, ebensowenig, wenn sie aufserdem noch die Kapselmembran rings um das ganze Bein durchschnitten; wenn sie aber die Pfanne selbst anbohrten, fiel das Bein in dem Moment, wo die Bohrspitze die Pfanne durchbrach, so weit herab, als es das *ligamentum teres* gestattete. Prefsten sie den Kopf wieder luftdicht in die Pfanne und verstopften das Bohrloch, so hing das Bein wieder wie vorher. Brachten sie endlich das Becken mit einem Stück des Schenkels bei ganz unversehrter Kapsel in den Recipienten einer Luftpumpe und entleerten die Luft desselben, so fiel der Kopf heraus, legte sich aber beim Einlassen der Luft augenblicklich wieder fest in die Pfanne. Hierdurch ist zur Evidenz erwiesen, dafs das am Rumpfe hängende Bein lediglich durch den Luftdruck getragen, nur durch diesen der Kopf in der Pfanne erhalten wird. Die Gröfse der Kraft, mit welcher die Luft die Gelenkflächen aneinander drückt, ist natürlich gleich dem Gewicht einer Quecksilbersäule von einer dem Barometerstand entsprechenden Höhe, und einem Querschnitt, so grofs wie die Berührungsfläche von Kopf und Pfanne. Hieraus berechneten die Gebrüder WEBER eine Druckgröfse von 12980 g bei 750 mm Barometerhöhe, ein Gewicht, welches dem des Beins nahezu gleich ist, dasselbe also äquilibriert.

Die so klar erwiesene Bedeutung des Luftdrucks für das Hüftgelenk hat ROSE[1] in Zweifel gezogen und das Aneinanderhaften der Gelenkflächen als eine einfache Adhäsionswirkung darzustellen versucht. Mit Recht ist von FUNKE[2] hiergegen die Leichtbeweglichkeit des Hüftgelenks geltend gemacht worden, welche mit der von ROSE vorausgesetzten physikalischen Beziehung der Gelenkflächen zueinander ganz unvereinbar sein würde. Es genügt aber zur Widerlegung ROSES auch schon die Thatsache, dafs der Kopf beim Anbohren des Gelenks herausfällt, sobald nur die kleinste Öffnung in den Pfannenboden gemacht ist; wie hierdurch die Adhäsion in ihrem Gesamtbetrage aufgehoben werden sollte, ist nicht zu begreifen. Als eine wichtige Ergänzung der WEBERschen Entdeckung mufs hingegen der von E. FICK[3] gelieferte Nachweis bezeichnet werden, dafs das Gewicht der Luftsäule, welches den Schenkelkopf in der Pfanne fixiert, von dem Winkel abhängig ist, welchen die Ebene des Pfannenrands mit dem Horizonte bildet und zwar mit diesem Winkel, proportional dem Cosinus desselben, wächst. Hieraus würde also folgen, dafs der Flächenquerschnitt der vom äufseren Luftdruck gegen die Pfanne geprefsten Partien des Femurkopfs keine konstante Gröfse besitzt, sondern am kleinsten ist, wenn die Ebene des Pfannenrands nahezu horizontal steht, am gröfsten, wenn dieselbe nahezu vertikal gerichtet ist.

Die Bewegungen des Beins im Hüftgelenk sind der sphärischen Form der Gelenkflächen gemäfs aufserordentlich mannigfach der

---

[1] ROSE, *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1865. p. 521.

[2] O. FUNKE, s. dieses Lehrb. 4. Aufl. Bd. II. p. 811. Vgl. auch ALBERT, *Ctrbl. f. d. med. Wiss.* 1874. p. 625, u. SCHMID, *Über Form u. Mechanik des Hüftgelenks.* Dissert. Bern 1874. S. *Jahresber. über d. Fortschr. d. Anat. u. Physiol.* 1874. III. Abth. p. 67.

[3] E. FICK, *Arch. f. Anat. u. Entwicklungsgeschichte.* 1878. p. 519.

ichtung nach; es kann sich der kugelige Gelenkkopf um alle
öglichen durch seinen Mittelpunkt gelegten Achsen drehen; der
mfang der Bewegung dagegen ist nicht in allen Richtungen gleich,
st in keiner Richtung kann das Extrem der Drehung, welches die
röſse der Berührungsfläche an sich gestatten würde, erreicht werden.
s leuchtet ein, daſs im Hüftgelenk entweder bei fixierten Beinen
r Rumpf um die Schenkelköpfe, oder bei fixiertem Becken die
eine gegen den Rumpf sich drehen können; wir halten uns an
tzteren Fall. Die für die Mechanik der Ortsbewegung wichtigste
ewegung der Beine ist die, bei welcher sie sich um die Achse, welche
e Mittelpunkte beider Oberschenkelköpfe durchschneidet, drehen,
ch also von hinten nach vorn und umgekehrt in einer vertikalen
bene bewegen, welche der Ebene, in der wir uns beim Gehen fort-
wegen, nahezu parallel ist. Das Bein schwingt in dieser Richtung
ie ein Pendel, ohne durch Muskelkräfte hin- und hergezogen zu
erden, sobald es frei herabhängend aus der senkrechten Lage ent-
rnt und nicht durch Muskeln fixiert wird. Bei völlig aufrechter
ellung des Rumpfs kann das Bein in der genannten Ebene sehr
trächtlich nach vorn, dagegen nur wenig nach hinten aus der ver-
kalen Lage entfernt werden; nach Weber kommen von der Gesamt-
kursion, die etwa einen Bogen von 139° beträgt, mehr als drei
ierteile auf die Beugung nach vorn und knapp ein Vierteil auf
e Streckung nach hinten. Je mehr wir den Oberkörper nach vorn
ugen, desto mehr kann das Bein auch nach hinten vom Lot ent-
rnt werden, natürlich ohne daſs der Winkel, welchen es mit der
irbelsäule nach hinten bilden kann, vergröſsert wird. Während
mnach bei aufrechter Stellung des Oberkörpers die Exkursionsweite
r freien Pendelschwingungen des Beins sehr klein ist, da das
ein auch nach vorn nicht weiter schwingt, als es nach hinten über-
upt abgelenkt werden kann, wächst der Schwingungsbogen mit der
eigung des Oberkörpers gegen den Horizont; beim Gehen, bei
elchem beide Beine regelmäſsig alternierend in Schwingung versetzt
erden, tragen wir den Rumpf stets nach vorn geneigt. Ab- und
dduktion, d. h. Drehung in einer zur Beugungsebene rechtwinkligen,
urch die Drehungsachse des Beckens und die Längsachse des Ober-
henkels gelegten Ebene ist ebenfalls nicht unbeschränkt. Bei auf-
chter Stellung ist zwar das Bein weit abduzierbar, aber nur in
eringem Grade adduzierbar. Als Ursache der erschwerten Adduk-
ion ist von den Gebrüdern Weber die Streckung des zwischen Femur-
opf und Pfannenwand ausgespannten *ligamentum teres* angegeben
orden, während die erst spät eintretende Hemmung der Abduktion
on ihnen auf die elastischen Widerstände der gedehnten Gelenk-
apsel und der Adduktorenmuskulatur zurückgeführt wird. Henle[1]

---

[1] Henle, *Hdb. d. system. Anatomie.* I. Bd. 2. Abth. p. 131.

dagegen, welcher dem *ligamentum teres* überhaupt jede hemmende Einwirkung auf die Bewegungen im Hüftgelenk abspricht, bezeichnet das *ligamentum ileo-femorale* als das eigentliche Hemmungsband für die Adduktion des gestreckten Schenkels. Ihm zufolge kann das *ligamentum teres* vollständig durchschnitten werden, ohne daſs die Adduktionsgröſse des extendiert gehaltenen Beins darum zunimmt. Wie wichtig die Beschränkung der Adduktion beim aufrechten Stehen für die Gangbewegung ist, kommt weiter unten zur Sprache. Ist das Bein im Hüftgelenk flektiert, so ist die Adduktion in weitem Umfange gestattet. Die Rotation des Oberschenkels um seine Längsachse, bei welcher die Drehungsebene des Gelenkkopfs in allen Lagen des Beins senkrecht zur Längsachse des Oberschenkels liegt, hat auch in gewissen Lagen gewisse Beschränkungen. Ist das Bein rechtwinklig nach vorn gegen das Becken gebogen, so liegt die Ebene, in welcher die Drehung des Kopfs geschieht, senkrecht, in ihr also auch das *ligamentum teres*, welches demnach durch Anspannung eine Rotation des Schenkels nach auſsen in dieser Lage verhindert.[1]

Nicht weniger zweckentsprechend als das Hüftgelenk ist auch das Kniegelenk für die Bestimmung der Beine, Tragsäulen des Rumpfs zu bilden, eingerichtet. Das Kniegelenk gestattet weder Bewegungen in allen Richtungen, noch bestimmte Bewegungen bei allen Stellungen der Knochen gegeneinander. Vor allem ist für die Sicherheit der Streckstellung, in welcher das Bein als feste Stütze des Oberkörpers zu dienen hat, gesorgt. Der wesentlichste Skelettteil des Unterschenkels wird bekanntlich von einer starken Knochensäule, der Tibia, gebildet, auf welcher der Oberschenkel beim Stehen getragen werden soll. Bestände dieses Tragen in einem freien Balancement unter Mithülfe allseitig angreifender Muskeln, besäſse das Kniegelenk eine eben solche Freiheit wie das Schulter- oder das Hüftgelenk, so wäre das aufrechte Stehen eine sehr komplizierte ermüdende Muskelarbeit, ein wahres Kunststück. Anforderungen der Art finden aber thatsächlich gar nicht statt, und zwar deshalb nicht, weil bei gestrecktem Kniegelenk nicht nur jede seitliche Beugung in demselben und jede Drehung des Unterschenkels um seine Längsachse, sondern auch jede Flexion des letzteren nach vorn unmöglich ist. Es bleibt also nur die Flexion nach hinten übrig, deren Verhinderung beim Stehen den Streckmuskeln obliegt, jedoch auch nur sehr teilweise, da die Schwerlinie des Gesamtkörpers beim bequemen Stehen jedesmal durch willkürliche Verrückung des Körperschwerpunkts hinter die Drehungsachse der beiden Hüftgelenke und vor die Kniegelenke verlegt wird, die Last des Körpers demnach das Bein in beiden Gelenken nicht zu beugen, sondern weiter zu strecken strebt, was durch den Mechanismus der Gelenke selbst vereitelt wird. Bei gebogenem Knie kann der Unterschenkel auch

[1] H. MEYER, *Die Statik u. Mechanik* etc. p. 342.

um seine Längsachse gedreht, pro- und supiniert werden, und zwar in demselben Gelenk, in welchem die Beugung geschieht.

Das Kniegelenk weicht in seiner Einrichtung von allen übrigen ab, es ist weder ein Scharnier- noch ein Nufsgelenk; das untere Ende des Oberschenkels bewegt sich vielmehr nach Art der Räder auf der Gelenkfläche der Tibia, eigentümliche Bandapparate regulieren und hemmen diese Bewegungen in der schon angedeuteten Weise. Die Gelenkfläche der Tibia wird durch eine mittlere, von vorn nach hinten gehende erhabene Leiste in zwei Hälften geteilt, deren innere sehr schwach konkav, beinahe flach ist, während die äufsere in der Richtung von hinten nach vorn sogar schwach konvex, von rechts nach links ebenfalls sehr schwach konkav ist. Das Gelenkende des Oberschenkels dagegen besteht aus den beiden stark konvexen, durch einen tiefen von vorn nach hinten gehenden, hinten breiteren Einschnitt getrennten Condylen. Die Gelenkflächen sind in der Querrichtung und in der Richtung von vorn nach hinten so stark gewölbt, dafs immer nur sehr beschränkte Segmente derselben die Tibialflächen berühren können, haben aber nur in ersterer, nicht in letzterer Richtung eine sphärische Krümmung, da die Krümmungshalbmesser ihrer einzelnen sagittalen Segmente von vorn nach hinten kontinuierlich abnehmen. Bei der Bewegung des Knies rollen die Condylen wie Räder auf den Tibialflächen hin, bei der Streckung nach vorn, bei der Beugung nach hinten, so dafs also nicht Drehung um eine unbewegliche Achse stattfindet, sondern die Drehungsachse mit sich selbst parallel zugleich mit den Berührungspunkten verrückt wird. Es ist indessen die Bewegung der Condylen, wie ebenfalls von den Gebrüdern WEBER erwiesen, nicht ein ganz freies Rollen, sondern es findet zugleich ein Schleifen, wie bei einem gehemmten Rade statt, und zwar stärker beim inneren als beim äufseren Condylus. Als Hemmungsapparate wirken die Bänder des Kniegelenks, welche in allen Lagen das Aneinanderhaften der Gelenkflächen zu sichern haben. Bei der Drehung des Unterschenkels um seine Längsachse in der Beugung verhalten sich die Condylen des Oberschenkels wie die Vorderräder des Wagens beim Umlenken; es findet eine Drehung um eine senkrechte Achse statt, diese Achse liegt aber nicht in der Mitte zwischen beiden Condylen, sondern geht durch den Berührungspunkt des inneren Condylus mit der Tibia, so dafs dieser um sich selbst rollt, der äufsere dagegen in einem Kreisbogen um ihn als Mittelpunkt herumläuft. Auf das trefflichste ist von den Gebrüdern WEBER die Wirkungsweise der beiden Bänderpaare des Kniegelenks bei diesen Bewegungen erläutert worden. Bei gestrecktem Knie sind es vorzugsweise die starken Seitenbänder, bei gebogenem die Kreuzbänder, welche dem Gelenk seine Festigkeit geben und die Bewegungen teilweise beschränken; die schlaffe Kapsel leistet in diesen Beziehungen nicht das mindeste. Die beiden S e i t e n b ä n d e r spannen sich bei der Streckung des Knies an, und

erschlaffen bei der Beugung, zum Unterschiede von andern Flexionsgelenken, z. B. auch dem Ellenbogengelenk, dessen Seitenbänder bei allen Graden der Beugung und Streckung gleiche Spannung bewahren. Diese Abweichung erklärt sich indessen ohne Schwierigkeit aus der eigentümlichen Form der Gelenkflächen und der Anheftungsart der betreffenden Ligamente. Die konvexen Gleitflächen der Femurcondylen sind als ganzes genommen, wie oben schon bemerkt, in der Richtung von hinten nach vorn nicht sphärisch, sondern mit immer wachsendem Radius gekrümmt, nicht so aber die hinterste Abteilung (bd Fig. 187) derselben für sich allein betrachtet, denn deren Krümmung entspricht namentlich am inneren Condylus ziemlich genau dem Segmente eines Kreises, dessen Zentrum a gleichzeitig als Insertionspunkt des Seitenbands dient. Bei der Streckung rollt der Condylus, wie wir gesehen haben, auf der Tibialfläche, so daſs allmählich die in der Richtung be hintereinander liegenden Punkte die Berührungspunkte bilden. So lange zwischen b und d gelegene Punkte aufruhen, wird die Entfernung der beiden Ansatzpunkte des Seitenbands af nicht geändert, da $ab = ac = ad$, das Band bleibt gleich schlaff; kommen dagegen jenseits d gelegene Punkte, wie e, zur Berührung, so wird a von f entfernt, da $ae > ad$, das Band wird mithin gespannt und hindert durch seine wachsende Spannung die Streckung über einen gewissen Punkt hinaus. Die Seitenbänder sind es also, welche das gestreckte Bein zur starren Tragsäule machen, indem sie sowohl die Einknickung nach vorn, als die Drehung des Unterschenkels um seine Längsachse durch ihre elastischen Kräfte verhindern. Das innere und äuſsere Seitenband verhalten sich infolge einer etwas verschiedenen Anheftungsweise nicht ganz gleich. Das äuſsere Band erschlafft bei der Beugung vollkommener als das innere, gestattet daher dem äuſseren Condylus eine freiere Bewegung, so daſs dieser mehr rollt, der innere mehr geschleift wird und der äuſsere bei der in der Beugung stattfindenden Supination und Pronation um den unbeweglicheren inneren herumläuft. Eigentümlich ist der Mechanismus der Kreuzbänder; sie haben die Aufgabe, die Condylen des Oberschenkels in allen Momenten der Beugung auf den Gelenkflächen der Tibia festzuhalten und sie zum Rollen auf letzteren zu nötigen. Schneidet man sie bei gebogenem

Fig. 187.

ie, wo die Seitenbänder nicht mehr wirken, durch, so kann
n die Condylen auf der Tibia hin- und herschieben; schneidet
n dagegen bei gestrecktem Knie die Seitenbänder durch, so
nen die Kreuzbänder die Knochen nicht mehr zusammen-
ten, indem sie unter Drehung des Unterschenkels ihre gekreuzte
ge aufgeben. Das Festhalten der gegenständigen Gelenkenden
chieht nicht durch eine gleichzeitige gleichmäfsige Anspannung
der Kreuzbänder, weil sie dann, wie die Seitenbänder, die Be-
gung selbst hemmen würden, sondern sie sind so angebracht, dafs
der Beugung das vordere Kreuzband erschlafft, das hintere sich
nnt, bei der Streckung allmählich das vordere sich spannt, das
tere erschlafft; bei übermäfsiger Streckung beginnt wieder das
tere sich zu spannen. Auf diese Weise, durch diese successive
nnung nötigen beide Bänder die Condylen zum Rollen, das
dere zum Vorwärtsrollen bei der Streckung, das hintere zum
ckwärtsrollen bei der Beugung; das hintere setzt zugleich durch
ne Spannung der Beugung eine Grenze. Sie gestatten Pronation
d Supination durch Vor- und Rückwärtsdrehung umeinander;
Hemmung der Drehung des äufseren Condylus um den inneren
h innen bewirkt das äufsere Seitenband, nach aufsen das vordere
euzband. Die Kniescheibe hat mit der Bewegung im Gelenk
hts zu thun; sie kann fehlen, oder, wie SINGER[1] beobachtete, von
burt an luxiert sein, ohne dafs die Bewegung im Kniegelenk in
end welcher Weise von der Norm abweicht.

Die Mechanik des Kniegelenks ist von H. MEYER, LANGER und HENKE[2]
ls mit mehr oder minder erheblichen Zusätzen versehen, teils auch in manchen
sentlichen Beziehungen aus einem von der obigen Darstellung sehr abweichen-
n Gesichtspunkte aufgefafst worden. Von ersteren heben wir nur die
obachtung hervor, dafs das Kniegelenk niemals reine Flexions-, resp. Ex-
nsionsbewegungen, sondern gleichzeitig immer auch Rotationsbewegungen
sführt, und zwar dafs die Flexion jedesmal mit einer Rotation des Femur
ch aufsen, die Extension mit einer solchen nach innen verknüpft ist. Als
und dafür wird von H. MEYER die Inkongruenz der beiden Gleitflächen der
erschenkelkondylen bezeichnet. Auf die sehr erheblichen Differenzen nament-
h der HENKEschen Anschauungsweise näher einzugehen, ist hier nicht
r Ort.

Der Fufs bildet eine verbreiterte, feste Basis, mittels welcher
e Tragsäulen des Körpers auf dem Boden ruhen, welche aber selbst
rch ihre eigene Beweglichkeit beim Gehen eine wesentliche Rolle
ielt. Ohne Fufs würden wir mit den Beinen so unsicher wie auf
elzen stehen, und beim Gehen, trotz gleicher Schrittzahl und
hrittlänge einen kleineren Raum zurücklegen, wie unten erörtert

[1] SINGER. *Ztschr. der Ges. der Aerzte zu Wien.* 1856. Bd. XII. p. 295.
[2] M. MEYER. *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1853. p. 497, u. *Die Statik u. Mechanik* etc.
pzig 1873. p. 255. — LANGER, *Wiener Stzber.* Math.-natw. Cl. 1858. Bd. XXXII. p. 99, *Ztschr.
Ges. d. Aerzte zu Wien.* 1861. p. 146. — HENKE, *Hdb. der Anat. u. Mechanik der Gelenke.*
pzig u. Heidelberg 1863, *Ztschr. f. rat. Med.* III. R. 1860. Bd. VIII. p. 48, 1861. Bd. VIV. p. 243.

werden soll. Die Gelenkverbindung zwischen Fuſs und Unterschenkel erlaubt bei groſser Festigkeit doch mannigfache und umfangreiche Bewegungen, Streckung und Beugung, Ab- und Adduktion und auch einigermaſsen Pro- und Supination um eine vertikale der Tibia parallele Achse. Die Vereinigung dieser Freibeweglichkeit mit groſser Festigkeit ist durch eine Einrichtung, die wir schon bei der Einlenkung des Kopfs auf der Wirbelsäule kennen gelernt haben, erreicht, nämlich durch eine Verteilung der verschiedenen Bewegungsarten auf zwei Gelenke, das Gelenk zwischen Unterschenkel und Talus, und das Gelenk zwischen Talus und Fuſs. In ersterem findet die Beugung und Streckung um eine horizontal von rechts nach links gehende Achse, in letzterem die Ab- und Adduktion um eine horizontale von vorn nach hinten gehende Achse, in beiden gemeinschaftlich die Rotation um eine vertikale Achse statt. Eine genauere Kenntnis der Mechanik dieser Gelenke verdanken wir den freilich untereinander nicht völlig übereinstimmenden Untersuchungen von LANGER und HENKE.[1] Das Gelenk zwischen Talus und Unterschenkel ist ein Scharnier, nach LANGER kein einfaches mit cylindrischen Gelenkflächen, sondern ein Schraubenscharnier mit Schraubenflächen, wie das Ellenbogengelenk. Die Gelenkfläche des Talus stellt die Schraube, die Tibialfläche die Schraubenmutter dar, welche sich bei Beugung und Streckung auf ersterer hin- und herschraubt. Die Methode, nach welcher LANGER diese Beschaffenheit des Gelenks ermittelt hat, ist schon beim Ellenbogengelenk angedeutet worden. HENKE dagegen hat unter Anwendung derselben Methode zu beweisen gesucht, daſs das fragliche Gelenk ein reines Cylinderscharnier sei, und diese seine Ansicht gegen MEISSNER, welcher auf LANGERS Seite getreten war, verteidigt. Ohne auf diese Kontroverse[2] näher einzugehen, bemerken wir nur, daſs auch H. MEYER[3] beide zur Artikulation mit den Tibiamalleolen dienenden Seitenflächen der Talusrolle als Schraubengänge auffaſst. Der Gelenkcylinder des Talus wird auf beiden Seiten, auſsen und innen, von den beiden herabreichenden Knöcheln wie von einer Gabel umfaſst, und dadurch sein Ausweichen nach den Seiten, aber auch seine Teilnahme an der Ab- und Adduktion im zweiten Gelenk verhindert. Das Zusammenhalten der Gelenkflächen besorgen auch hier die Seitenbänder, jedoch in etwas andrer Weise als am Kniegelenk; die Beugung wird durch Anspannung der hinteren, die Streckung durch Anspannung der vorderen Bündel der Bänder beschränkt; betrachtet man die Lage des Fuſses, bei welcher er einen rechten Winkel mit der Tibia bildet, diejenige also, welche er nahezu beim

---

[1] LANGER, *Wiener Stzber.* Math.-natw. Cl. 1855. Bd. XIX. p. 117, *Denkschriften d. Wiener Akad.* Math.-natw. Cl. 1856. Bd. XII. Abth. II. p. 1. — HENKE, *Ztschr. f. rat. Med.* N. F. 1855. Bd. VII. p. 225, 1856. Bd. VIII. p. 149.

[2] Vgl. HENKE, *Ztschr. f. rat. Med.* 1857. III. R. Bd. II. p. 163, u. *Hdb. der Anat. u. Mechanik der Gelenke.* Leipzig u. Heidelberg 1863.

[3] H. MEYER, *Die Statik u. Mechanik* etc. Leipzig 1873. p. 392.

Geradestehen auf ebenem Boden einnimmt, als die normale, so ist von dieser aus der Fuſs etwa um ebensoviel Grade nach vorn drehbar (Beugung) als nach hinten (Streckung). Beide Bänder sind nicht in allen Lagen gleich straff, das innere gestattet eine freiere Beweglichkeit, daher auch jene beschränkte Rotation, bei welcher umgekehrt, wie beim Kniegelenk, die senkrechte Achse am äuſseren Knöchel liegt, und der innere sich etwas um diesen herumzubewegen vermag. Henke stellt auch diese von Weber, H. Meyer und Langer angenommene Beweglichkeit gänzlich in Abrede.

Die Gelenkverbindung zwischen Talus und Fuſs ist wiederum eine ganz eigentümliche, in vielen Punkten noch Gegenstand der Kontroverse. Ersterer berührt letzteren in zwei Gelenkflächen von ganz verschiedenen Form- und Achsenverhältnissen; einmal ruht er mit seinem sphärisch gekrümmten vorderen Fortsatz in einer Art Pfanne, welche vom *os naviculare*, dem vorderen Fortsatz des Calcaneus und der Sehnenrolle des *musculus tibialis posticus* gebildet wird; zweitens ruht sein Körper mit einer cylindrischen Konkavität auf einer entsprechenden Konvexität des Calcaneus, deren Achse nicht durch den Mittelpunkt jener sphärischen Gelenkfläche geht. Adduktion und Abduktion geschieht in letzterer, dies ist aber nur möglich, wenn die cylindrischen Gelenkflächen etwas voneinander entfernt werden; sind dieselben fest aneinander gedrückt, wie dies der Fall beim Stehen ist, wenn die Last des Körpers auf dem Fuſse ruht, so kann der Fuſs nicht adduziert werden. Von der Lage aus, welche der Fuſs beim aufrechten Stehen auf ebenem Boden und paralleler Lage beider Füſse einnimmt, kann der Fuſs nur adduziert, nicht abduziert, nur nach auſsen, nicht nach innen gedreht werden. Auch hier müssen wir auf die betreffenden Arbeiten von Weber, H. Meyer, Henle, Langer und Henke verweisen.

Der Fuſs selbst stellt ein Gewölbe dar, welches seine Hohlseite dem Boden zukehrt und auf diesem mit drei im Dreieck gestellten Punkten fest aufruht; diese drei Punkte sind: der Körper des Calcaneus, das Köpfchen des ersten und das des letzten Metatarsusknochens. Obwohl das Gewölbe aus mehreren durch Gelenke miteinander verbundenen Knochen zusammengesetzt ist, wird doch die Abflachung desselben, welche die Last des Körpers herbeizuführen strebt, teils durch die Form der Knochen, teils durch starke Bandapparate verhindert. Von den drei Stützpunkten des Gewölbes sind zwei, der *tuber calcanei* und das erste Mittelfuſsköpfchen, fast unbeweglich, der dritte dagegen, das *capitulum ossis metatarsi quinti* ist sehr beweglich, ein Umstand, welcher die Trittfläche schmiegsam macht und derselben, wie H. Meyer hervorhebt, das Vermögen erteilt, sich den Unebenheiten des Bodens leicht anzupassen. Das Köpfchen des fünften Metatarsus steht dementsprechend auch etwas tiefer als die beiden andern Punkte, wird daher zuerst aufgesetzt und hierbei nur so weit emporgedrückt, bis diese letzteren ebenfalls

den Boden berühren. Die Gelenke, welche die Knochen des Mittelfuſses verbinden, sind von keiner besonderen Wichtigkeit; H. Meyer unterscheidet als mittleres Fuſsgelenk die Verbindung zwischen Talus und Calcaneus einerseits und *os cuboideum* mit dem *os naviculare* anderseits, ein Drehgelenk, dessen Achse horizontal durch die Spitze des *os cuboideum* geht. Am vorderen Ende des Mittelfuſses sind die gegliederten Zehen eingelenkt, welche zwar morphologische Analoga der Finger sind, keineswegs aber deren physiologische, da sie beim Menschen nicht zur Vermittelung von Greifbewegungen dienen. Auch sie sind als Teile des Gehmechanismus aufzufassen, bestimmt dem tragenden Bein, welches sich beim Gehen auf die Köpfchen der Mittelfuſsknochen erhebt, eine sichere dem Boden leicht anzupassende Unterstützungsfläche zu liefern. Zu diesem Behufe sind die Zehen an den Mittelfuſsknochen so eingelenkt, daſs sie in beträchtlichem Grade in vertikaler Ebene gebeugt und gestreckt, in der Streckung auch in horizontaler Ebene abduziert und adduziert werden können, um die Unterstützungsfläche zu verbreitern. Da beim Erheben auf den Ballen die Hauptlast des Körpers auf der Vereinigungsstelle der ersten Zehe mit ihrem Mittelfuſsknochen ruht, so finden wir hier in den sogenannten Sesambeinchen eine besondere Schutzeinrichtung, eine Art Schuh, in welchem sich das genannte Mittelfuſsköpfchen gegen die dem Boden fest aufliegende Zehe dreht.

VOM STEHEN.

§ 151.

Das aufrechte Stehen[1] des Menschen beruht darauf, daſs die Tragsäulen des Körpers, die Beine, den Rumpf in solcher Lage stützen, daſs sein Schwerpunkt senkrecht über der Tragbasis, also über irgend einem Punkte des von den aufstehenden Füſsen umschlossenen Raums erhalten wird. Diese wesentliche Bedingung kann auf verschiedene Weise erfüllt werden, entweder durch ein ziemlich kompliziertes, durch Muskeln ausgeführtes Balancement, oder auf die schon oben angedeutete bequemere Weise mit Benutzung gewisser mechanischer Vorteile in den Gelenkeinrichtungen der Hüfte und des Knies. In ersterem Falle kommt es darauf an, daſs von den übereinander gelegenen beweglich verbundenen Abteilungen der Beine eine die andre, der Fuſs den Unterschenkel, der Unterschenkel den Oberschenkel seiner Seite, und beide Oberschenkel endlich den Rumpf balancierend tragen, d. h. also daſs eine durch

---

[1] Vgl. W. u. Ed. Weber, *Mechanik d. menschl. Gehwerkzeuge* etc. Göttingen 1836. — H. Meyer, *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1853. p. 9, 365, 497, 548, *Die Statik u. Mechanik d. menschl. Knochengerüstes.* Leipzig 1873, *Die wechselnde Lage d. Schwerpunktes in dem menschl. Körper.* Leipzig 1863.

n Schwerpunkt des Rumpfs gelegte Vertikalebene nicht allein rch die Drehachse der Oberschenkelköpfe im Becken, sondern enso durch die Drehachsen der Oberschenkelachsen auf der Tibia ler Seite und die Drehachsen der Fufsgelenke geht. Wie schwierig ı solches Balancement nicht allein durch die Zahl der senkrecht ereinander zu tragenden Abteilungen, sondern auch durch den Umnd gemacht wird, dafs jede Abteilung auf der folgenden nur mit er Linie in äufserst labilem Gleichgewicht aufruht, liegt auf der ınd. Da die geringste Verrückung einer der Abteilungen aus der zeichneten Ebene ein Umfallen des Körpers herbeiführen müfste, che Verrückungen aber sehr leicht eintreten, vor allem durch die rrückungen des Rumpfschwerpunkts, wie sie jede Bewegung der me, jede Veränderung der Lage der Eingeweide mit sich bringt, erfordert diese Art des Stehens eine rastlose Thätigkeit der Muskeln, besondere der antagonistischen Strecker und Beuger der einzelnen lenke, zur Verhütung und exakten Ausgleichung jeder solchen rrückung. Eine solche komplizierte und kontinuierliche Muskeltigkeit macht aber das aufrechte Stehen zu einer ebenso schwierigen ermüdenden Arbeit, zu einer weit ermüdenderen als das Gehen, welchem in regelmäfsigem rhythmischem Wechsel Ruhe und ätigkeit bestimmter Muskelgruppen alternieren. Glücklicherweise jene wesentliche Bedingung, die Erhaltung des Rumpfschwernkts über dem von den Füssen umschlossenen Raume, noch auf fachere, weniger schwierige und ermüdende Weise zu erfüllen. ne genaue Untersuchung der Verhältnisse beim natürlichen unzwungenen Stehen lehrt, dafs die Verwendung von Muskelkräften r Aufrechthaltung des Körpers möglichst beschränkt ist, und dafs unentbehrliche Muskelthätigkeit so einfach und einseitig wie glich gemacht ist; ersteres geschieht, indem statt der Muskelkräfte fixierende Momente teilweise Gelenkhemmungen durch gespannte nder oder Aneinanderdrückung von Flächen verwendet werden, zteres, indem die einzelnen Abteilungen so gegeneinander gestellt rden, dafs die Muskeln nur das Überfallen in einer einzigen stimmten Richtung zu verhüten haben. Dies ist auf folgende eise erreicht.

Zum Verständnis der Mechanik des Stehens ist vor allem die enntnis der Lage des Schwerpunkts des Körpers und des umpfs insbesondere, welcher durch die gesteiften Beine senkrecht er der Unterstützungsfläche zu erhalten ist, erforderlich. Dafs eser Schwerpunkt kein anatomisch bestimmter, unter allen Verltnissen konstanter Punkt sein kann, versteht sich von selbst. Absehen davon, dafs derselbe bei verschiedenen Individuen auch ter gleichen Verhältnissen, je nach dem Bau des Rumpfs eine rschiedene Lage haben mufs, ändert derselbe auch bei dem nämhen Individuum mit jeder Formveränderung des Rumpfs, mit jeder ellungsänderung des Kopfs und der oberen Extremitäten, ja mit

jeder Veränderung der Lage und Füllung der Eingeweide, vielleicht mit jedem Herzschlag seine Lage. Es kann sich also nur darum handeln, für bestimmte Voraussetzungen ungefähr die Lage des Schwerpunkts auszumitteln. Dies ist zuerst von Ed. Weber geschehen.

Die Bestimmung der Lage des Schwerpunkts wurde in folgender Weise ausgeführt. Ein langes Brett wurde horizontal auf die Kante eines quergelegten vertikalen Bretts so aufgelegt, dafs es auf letzterem balancierte. Auf dieses Brett wurden mit dem Rücken der Länge nach teils lebende Personen teils Leichname gelegt und hier solange in der Längsrichtung verschoben, bis das Brett mit ihnen im Gleichgewicht war oder eben nach der einen Seite umschlug. Der Schwerpunkt des ganzen Körpers mufste bei hergestelltem Gleichgewicht in einer durch die Drehungsachse des Bretts gelegten Vertikalebene sich befinden. Die Gebrüder Weber erhielten folgende Resultate. Bei einem 1669,2 Millimeter langen Manne betrug

der Abstand des Schwerpunkts vom Scheitel . . . . 721,5 mm
" " " " von der Ferse . . . . 947,7 "
" " " " von der Drehungsachse des Hüftgelenks 87,7 "
" " " " vom Promontorium . . . . 8,7 "

Bei einem Leichnam rückte der Schwerpunkt nach Abnahme eines Beins in die Höhe des Nabels, nach Abnahme beider Beine in die Höhe des Schwertfortsatzes. H. Meyer macht der Weberschen Bestimmung des Schwerpunkts des gesamten Körpers den beachtenswerten Vorwurf, dafs sie sich auf die Durchschnittslinie zweier Ebenen gründe, während die Lage eines Punkts im Raume nur durch drei Ebenen bestimmt werden könne. Die Gebrüder Weber stellten direkt durch ihr Verfahren die Lage der horizontalen Schwerpunktsebene fest und nahmen aufserdem an, dafs die zweite Schwerpunktsebene der senkrechten Mittelebene (Medianebene) des Körpers entsprechen müsse; diese beiden Ebenen schneiden sich jedoch selbstverständlich nicht in einem Punkte, sondern in einer Linie, welche allerdings den Schwerpunkt enthält. Um letzteren genau zu ermitteln, um zu finden, wie weit nach vorn oder hinten derselbe liegt, bedarf es also noch der Kenntnis einer dritten Ebene, nämlich derjenigen der ihn mitenthaltenden senkrechten Querebene des Körpers (Frontalebene). Zur Ausmittelung dieser Ebene verwendete Meyer seine sorgfältigen Messungen der Winkel, um welche im aufrechten Stehen der Rumpf mit gesteiften Beinen im Fufsgelenk nach rückwärts und nach vorwärts gedreht werden kann, bis die Schwerlinie hinter die Verbindungslinie der hinteren Fersenränder und vor die Verbindungslinie der beiderseitigen ersten Metatarsusköpfchen fällt, also ein Umfallen nach hinten oder Erhebung auf die Zehen eintritt. Letzteres geschieht bei einer Vorwärtsneigung im Fufsgelenk um 7°, ersteres bei einer Rückwärtsneigung um 4° 9′; der Abstand der genannten Verbindungslinien beträgt 17,5 cm. Damit also der Schwerpunkt eine horizontale Verschiebung von 17,5 cm erfahre, mufs eine von ihm zur Verbindungslinie beider äufserer Knöchel gezogene Linie (die „Knöchel-Schwerpunktslinie“) eine Drehung von 11° 9′ ausführen; sie steht senkrecht, wenn der Schwerpunkt um 14 cm von vorn nach hinten verschoben ist, im Maximum der Vorwärtsneigung hat sie 8° 57′, im Maximum der Rückwärtsneigung 2° 12′ Neigung gegen die Vertikale, ihre Länge beträgt 90 cm. Aus diesen Daten ergibt sich leicht, dafs die Schwerlinie im aufrechten Stehen 3,062 cm vor den äufseren Knöcheln den Boden trifft. Es läfst sich nun aus schon angegebenen Gründen nicht ein konstanter anatomischer Punkt als Körperschwerpunkt bezeichnen, es kann nur davon die Rede sein, denselben für ganz bestimmte Verhältnisse zu ermitteln. Meyer wählte die aufrechte Stellung mit angeschlossenen Armen (militärische Stellung) aus und fand nach Einsetzung der von ihm gewonnenen Werte, dafs der Schwerpunkt von der gemeinschaftlichen Achse beider Hüftgelenke 9,5 cm entfernt ist und [illegible]s eine von ihm zum Halbierungspunkt jener Achse gezogene Gerade dieselbe [illegible]r einem nach hinten offenen Winkel von 136° 90′ schneidet. Bei einem

rohlgebauten Körper mit mittleren Beckenverhältnissen ist dem-
ach für die bezeichnete Haltung der allgemeine Schwerpunkt
ach MEYER in dem zweiten Kreuzbeinwirbelkörper oder über
emselben im *canalis sacralis* zu suchen (s. o. p. 340).

Die WEBERsche Bestimmung gilt für den Fall, dafs der Kopf
ufrecht auf gestreckter Wirbelsäule balanciert und die Arme in
atürlicher Lage schlaff am Oberkörper herabhängen. Unter diesen
'erhältnissen ist der Schwerpunkt des Rumpfs ungefähr auf der
Iöhe des *processus xiphoideus* des Brustbeins vor der Wirbelsäule
n der Stelle anzusetzen, an welcher eine durch die Mitte des Pro-
iontoriums und die Drehungsachse des Gelenks zwischen Kopf
nd Atlas gelegte Vertikale die den Schwertfortsatz enthaltende
Iorizontalebene schneidet. Die Bestimmung der Höhe des Schwer-
unkts ist eine direkte, die seines Abstands von der Wirbelsäule
ine indirekte, gegründet auf die Voraussetzung, dafs er beim
Balancieren des Rumpfs auf den Schenkelköpfen in dem Lot,
relches auf der Mitte der Drehungsachse derselben errichtet wird
nd das Ende sowie den Anfang der Wirbelsäule an den bezeichneten
tellen trifft, liegen mufs. Bei verhältnismäfsig so hoher Lage des
Rumpfschwerpunkts über der Drehungsachse der Schenkelköpfe be-
reift es sich, dafs das Balancement des Rumpfs über dieser Achse
iemlich schwierig und unsicher ist, etwa eben so unsicher und
ur durch fortwährende Äquilibrierungsthätigkeit der Muskeln aus-
ührbar, wie das Balancement des ganzen Körpers auf einem Seile
MEYER). Wir benutzen daher beim ungezwungenen Stehen zur
'ixierung des Rumpfs auf den Beinen, die wir vorläufig als starre
n dem Boden festgewurzelte Stützen betrachten, die Anspannung
es *ligamentum superius* (*ileofemorale*) des Hüftgelenks, indem wir
en Rumpf gegen die Oberschenkel nach hinten beugen, so dafs ein
om Schwerpunkt gefälltes Lot nicht die Drehachse der Oberschenkel
chneidet, sondern hinter dieselbe fällt. In dieser Lage strebt
atürlich das mechanische Moment der Schwere des Rumpfs letzteren
ach hinten überfallen zu machen, was indessen durch die gleich-
eitige Anspannung des *ligamentum superius*, welches, wie wir oben
ahen, die Streckung beschränkt, verhindert wird. Dafs dem so ist,
äfst sich leicht zur Anschauung bringen. Betrachtet man einen auf-
echt stehenden Menschen im Profil und hält ein Bleilot so, dafs
s die Mitte des Brustkorbs, in welcher der Schwerpunkt liegt, deckt,
o geht dasselbe nicht an den Trochanteren vorbei, sondern fällt
iehrere Finger breit hinter dieselben, also hinter die Drehungsachse
es Rumpfs im Hüftgelenk. Auf diese Weise findet sich also der
Rumpf ohne alle Muskelthätigkeit auf den Beinen befestigt und
war so ausgiebig, dafs Verrückungen des Schwerpunkts selbst von
röfserem Umfange der Sicherheit der Körperhaltung keinen Abbruch
un. Eine Gegenwirkung von seiten der Muskulatur wird erst
ötig, wenn der Schwerpunkt so weit nach vorn geschoben ist, dafs

eine zwischen ihm und der horizontalen Bodenfläche gedachte Lotlinie vor der Drehungsachse der Schenkelköpfe vorbeizieht, der Rumpf also notwendig ein Übergewicht nach vorwärts gewinnt. Betrachten wir nun weiter den Rumpf mit den Beinen bei der beschriebenen Streckung im Hüftgelenk als ein starres Ganze mit einheitlichem Schwerpunkt, so haben wir zu untersuchen, wie dieses Ganze auf den Unterlagen der Beine, den Füßsen, in aufrechter Stellung fixiert wird. Hierüber verdanken wir H. Meyer gründliche Aufschlüsse. Denken wir uns zunächst die beiden Rollen des Astragalus, auf welchen die Unterschenkel eingelenkt sind, so gelagert, daſs die Drehachsen beider eine gerade Linie bilden, so kommt es darauf an, die Drehung der Beine mit dem Rumpf um diese gemeinschaftliche Achse nach vorn und nach hinten zu verhüten. Das Balancement des Körpers auf den Füſsen, welches hergestellt ist, wenn der nach Weber in das Promontorium fallende gemeinschaftliche Schwerpunkt des Rumpfs und der Beine senkrecht über der Drehachse steht, ist ebenso labil als dasjenige des Rumpfs auf den Oberschenkeln; es müssen daher fortwährend Korrektionsmittel in Bereitschaft sein, jede Verrückung des Schwerpunkts vor oder hinter die Achse zu kompensieren. Diese Korrektionsmittel sind nach Meyer erstens durch die Möglichkeit gegeben, den gemeinschaftlichen Schwerpunkt des Körpers zu verändern, sei es durch Formveränderung des Rumpfs, Lageveränderung der Arme oder des Kopfs, oder Beugung und Streckung des Rumpfs im Hüftgelenk, zweitens durch die Zugwirkung der antagonistischen Muskelgruppen, welche den Unterschenkel und mit ihm den in starrem Zusammenhang gedachten ganzen Körper um jene Fuſsdrehachse nach vorn beugen und nach hinten strecken. Die nähere Untersuchung dieser Muskeln lehrt, daſs die ungleich gröſsere Masse und Kraft auf Seite der Strecker, die weit geringere auf Seite der Beuger ist; das Gewicht der ersteren beträgt nach Weber 1052 g, dasjenige der letzteren nur 208 g, verhält sich also wie 5:1. Es sind demnach gewaltigere Mittel zur Verhütung des Überfallens nach vorn als nach hinten vorhanden; dementsprechend pflegen wir beim Stehen den Schwerpunkt etwas vor jene Achse zu legen, so daſs eine geringe Anstrengung der Streckmuskeln den Körper im Fuſsgelenk ebenso fixiert erhält, wie die Spannung des *ligamentum superius* den Rumpf im Hüftgelenk. Das Übergewicht auf Seite der Streckmuskeln ist aber auch darum von besonderer Wichtigkeit, weil Verrückungen des Schwerpunkts nach vorn ungleich häufiger und beträchtlicher durch Vorneigen des Kopfs und Vorstrecken der Arme herbeigeführt werden, als Verrückungen nach hinten.

Im vorhergehenden war die Voraussetzung gemacht, dass die Drehungsachsen beider Unterschenkel gegen die Füſse in einer und derselben Geraden gelegen wären; dies ist aber in Wirklichkeit nicht der Fall, es finden sich vielmehr im Verhalten der beiden

'ufsgelenke zwei andre Momente, welche jene anstrengende und
ufmerksamkeit erfordernde Äquilibrierungsarbeit der Wadenmuskeln
'esentlich erleichtern, zum grofsen Teil entbehrlich machen. Das
'ichtigste dieser Momente ist nach MEYER der Umstand, dafs die
'lexionsebenen beider Astragali nicht parallel gerichtet sind, sondern
ach vorn divergieren, indem die Achsen, um welche beide Unter-
henkel sich drehen, nach vorn konvergieren; und zwar bilden schon
ei parallel gestellten Füfsen die Flexionsebenen beider Astragali
nen Winkel von 50°, bei Auswärtsstellung aber natürlich einen
och gröfseren. Um die Flexionsebenen parallel zu machen und
amit die obige Voraussetzung einer gemeinschaftlichen Drehachse,
m die sich beide Beine mit dem Rumpf nach vorn und hinten
rehen könnten, zu erfüllen, bedarf es einer beträchtlichen Einwärts-
ellung der Füfse. Es leuchtet ein, dafs, so lange der Rumpf und
eide Beine wirklich ein starres Ganze bilden, eine Beugung dieses
anzen um die beiden konvergierenden Astragalusachsen nicht statt-
nden kann; dieselbe wird nur bei gleichzeitiger Beugung der Kniee
öglich. Ein zweites fixierendes Moment für die Beine im Fufsge-
nk ergibt sich nach MEYER bei einer bestimmten Rotationsstellung
es Unterschenkels im Fufsgelenk aus der Form der Astragalusrolle.
'ie beiden Flächen, welche nach innen und aufsen die cylindrische
olle des Astragalus begrenzen, sind nicht parallel: während die äufsere
nkrecht auf der Achse des Cylinders steht, bildet die innere einen
'inkel mit derselben in der Art, dafs die Gelenkfläche vorn nach
en Zehen zu breiter als hinten nach der Ferse zu ist. Nun kann
ach MEYERS Untersuchungen die von den beiden Knöcheln gebil-
ete Gabel, welche den Astragalus umfafst, durch eine Drehbewe-
ung der Tibia gegen die Fibula enger und weiter gemacht werden.
s ist nämlich die Fläche der Tibia, an welche das Wadenbein an-
eheftet ist, nach einem gröfseren Halbmesser gekrümmt als die an-
iegende Fibularfläche, aufserdem die auf der Cylinderfläche des Astra-
alus gleitende Fläche der Tibia wie erstere hinten schmäler als vorn.
Wird nun durch eine Drehung der Tibia gegen die Fibula der
intere Rand des äufseren Knöchels an den hinteren Rand der *incisura
fibularis* der Tibia angeprefst, so wird die Gabel in ihrem hinteren Teile
begreiflicherweise so eng, dafs sie über den vorderen breiteren Teil der
Astragalusrolle nicht mehr hinweggeht, letztere also fest zwischen sich
inklemmt, wodurch natürlich das Überfallen des Beins mit dem Rumpf
ach vorn verhindert wird. Die hierzu erforderliche Drehung der Tibia
egen die Fibula tritt nun nach MEYER beim Stehen von selbst ein,
ndem das ganze Bein um die am Astragalus feststehende Fibula
twas nach hinten rotiert wird, teils durch die in diesem Sinne
irkende Spannung des *ligamentum superius*, teils durch die Rotation
er Tibia am Oberschenkel, welche MEYER als durch die Verhält-
isse des Kniegelenks bedingt nachweist. Im allgemeinen stellt sich
glich heraus, dafs sich eine Anzahl von Momenten vereinigt die

Fixierung des Körpers im Fuſsgelenk zu bewirken, ohne daſs der Muskelthätigkeit dabei eine schwierige und anstrengende Rolle zuerteilt ist.

Weiter haben wir zu untersuchen, auf welche Weise die im vorhergehenden vorausgesetzte Steifung des Beins im Kniegelenk zustande gebracht wird. Die Fixierung kann natürlich auch hier durch eine äquilibrierende Thätigkeit antagonistischer Muskeln bewirkt werden, wir finden aber auch hier Momente, welche diese anstrengende Thätigkeit erleichtern und teilweise ersparen. Das einfache Mittel, die Beine im Kniegelenk starr zu machen, ist von Weber angegeben, es ist dasselbe dem zur Steifung des Hüftgelenks benutzten ganz analog. Wir haben gesehen, daſs das Kniegelenk nur wenig über die gerade Linie hinaus gestreckt werden kann, indem namentlich die Seitenbänder eine weitere Streckung verhindern; bringen wir daher die Kniee in das Extrem der Streckung und stellen die Beine so, daſs die Schwerlinie des Rumpfs etwas vor die Drehungsachsen derselben fällt, so sucht die Last des Rumpfs die Streckung zu vermehren; da dies nicht möglich ist, so wird auf diese Weise das Gesuchte geleistet, das Bein in gestreckter Lage gesteift erhalten. Meyer leugnet, daſs dieses Mittel beim gewöhnlichen Stehen in Anwendung komme, indem nach seinen Beobachtungen die Schwerlinie nicht vor, sondern etwas hinter die Drehachse der Kniegelenke falle, so daſs die Last des Rumpfs (wenn auch mit geringem Kraftmoment) die Kniee zu beugen strebe, und die gesuchten fixierenden Momente diese beugende Wirkung überwinden müssen. Das wichtigste Moment sucht Meyer wiederum in der Spannung des *ligamentum superius* des Hüftgelenks, welches einen nach innen rotierenden Zug auf den Oberschenkel ausübt und dadurch der Rotation nach auſsen, ohne welche eine Beugung im Kniegelenk nicht stattfinden kann, entgegenarbeitet. Ein zweites Moment soll die Spannung des von ihm so benannten *ligamentum ileotibiale*, d. h. einer straffen Fortsetzung der *fascia lata* bilden, welche die *spina anterior superior* des Darmbeins mit einem Höcker an der vorderen Fläche des *condylus externus* der Tibia verbindet. Durch die Streckung im Hüftgelenk soll dieses Band gespannt werden und hierbei seinem Ansatz gemäſs einen streckenden Zug auf das Kniegelenk ausüben, mithin der Beugung durch die Last des Rumpfs entgegenwirken.

Von der Bedeutung des Fuſses für das Stehen und seinen dieser Leistung angepaſsten mechanischen Einrichtungen ist bereits oben die Rede gewesen.

VON DEN ORTSBEWEGUNGEN.

§ 152.

Das Gehen.[1] Der aufrechte Gang des Menschen beruht darauf,
ıſs beide Beine abwechselnd den von ihnen im Balancement ge-
ıgenen Rumpf in horizontaler Richtung vorwärts schieben. Die
ternierende Thätigkeit der Beine beim Gehen läſst sich folgender-
aſsen kurz beschreiben. Während das eine Bein den Rumpf stützt
ıd vorwärts schiebt, wird das andre vom Rumpfe freihängend ge-
ıgen. Das tragende Bein befindet sich im Moment, wo es auf
n Boden aufgesetzt wird, in gebogener Lage und verläſst mit dem
ıſse den Boden in dem Moment, in welchem es völlig gerade gestreckt
t; die Thätigkeit des Beins in diesem Zeitraume führt zu einer
reckung seiner im Zickzack gebogenen Glieder. Es trägt den Rumpf
so nicht, wie beim Stehen, dadurch, daſs seine senkrecht übereinander
stellten Glieder, eines das andre tragend, zu einer starren Stütze
rbunden sind, sondern mittels seiner Streckmuskeln; es bewegt
n Rumpf vorwärts, indem es durch dessen Last um den Stütz-
ınkt des Fuſses als Drehpunkt nach vorn gedreht wird, dabei aber
ch in demselben Maſse durch Streckung verlängert, als es aus der
rtikalen Lage in die schräge übergeht, so daſs der den Rumpf
agende Oberschenkelkopf, anstatt eine Kreislinie nach vorn und
ıten zu beschreiben, in horizontaler Linie nach vorn rückt. In
m Moment, wo das Bein den gröſsten Grad der Streckung erreicht
t, also durch weitere Streckung das Sinken des Schenkelkopfs
ıd Rumpfs nicht mehr verhindern kann, tritt das andre Bein in
ine Stelle ein. Das abgelöste Bein tritt nun in die passive Phase,
wird vom Rumpf getragen, während es in gebogener Lage wie
n Pendel frei um seinen Aufhängungspunkt am Becken von hinten
ıch vorn schwingt, bis es durch Streckung wieder auf den Boden
ıfgesetzt wird und damit von neuem seine aktive Rolle übernimmt.
uf solche Weise alternieren beide Beine in regelmäſsigem Rhythmus.
er Rumpf verhält sich insofern beim Gehen anders wie beim Stehen,
s sein Schwerpunkt fortwährend etwas vor der Vertikalebene, in
elcher die Drehungsachse der Schenkelköpfe liegt, erhalten wird,
ıſs also der Oberkörper nach vorn geneigt getragen wird, aus
emselben Grunde, aus welchem wir einen Stock, den wir im Gehen
ıf den Fingern balancieren, nach vorn geneigt tragen müssen. Die

---

[1] Vgl. W. u. Ed. Weber, a. a. O. — H. Meyer, *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1853. p. 9, 497 u. 548; *Die Statik u. Mechanik* etc. Leipzig 1873. — Marey, *La machine animale.* Paris 1873; *. rend.* 1874. T. LXXIX. p. 125; *Travaux du laboratoire de M. Marey.* Année 1875. is 1876. p. 255.

Lage des Rumpfs ist um so geneigter, je schneller wir gehen, und zwar beträgt nach den Messungen der Gebr. WEBER bei

einer Schrittdauer von	die Neigung
0,681 Sek.	5° 7′
0,632 „	6° 9′
0,622 „	8° 1′
0,400 „	10° 0′.

Eine genauere Analyse der aktiven und passiven Bewegungen, welche ein Bein in regelmäfsiger Wiederholung beim Gehen ausführt, lehrt nach den Gebr. WEBER folgendes. Der einmalige Ablauf der ganzen Bewegungsreihe umfafst genau den Zeitraum zweier Schritte: den gröfseren Teil dieses Zeitraums nimmt die aktive Phase des Beins, während welcher es auf dem Boden aufsteht, in Anspruch, den kleineren Teil die passive Phase, während welcher es als Pendel schwingt. Die aktive Phase beginnt in dem Moment, in welchem das Bein mit der Ferse etwas vor dem Lot, welches vom Drehpunkt des Schenkelkopfs auf den Boden gefällt wird, aufgesetzt wird, und endigt in dem Moment, in welchem es im Zustand gröfster Streckung mit den Zehen weit hinter jenem Lot den Boden verläfst. Während dieses Zeitraums dreht sich der Oberschenkelkopf und mit ihm der Rumpf um den Fufs als Drehpunkt nach vorn. Im Moment, wo das Bein vor dem Lot aufgesetzt wird, befindet sich das Knie in gestreckter Lage, der Fufs in mäfsiger Beugung, so dafs er mit der Ferse den Boden berührt. Unmittelbar darauf beginnt das Bein, während der nach vorn rückende Schenkelkopf sich der senkrechten Lage über dem Fufspunkt nähert, sich im Knie und dann auch im Fufsgelenk zu beugen, so weit, dafs die vom Schenkelkopf beschriebene Bahn zu einer geraden Linie wird; das Bein erreicht das Maximum der Beugung im Moment, wo der Schenkelkopf senkrecht über dem Unterstützungspunkte steht. Bis hierher kann das Bein zur Vorwärtsbewegung des Rumpfs nichts leisten, seine Thätigkeit als Stemmapparat beginnt von dem Augenblick an, wo der Schenkelkopf vor das vom stützenden Fufspunkt zu errichtende Lot zu liegen kommt. In diesem Moment beginnt es sich zunächst im Kniegelenk und sodann auch im Fufsgelenk zu strecken. Ohne diese Streckung würde der Schenkelkopf mit dem Rumpf eine absteigende Kreislinie nach vorn um den Fufspunkt als Drehpunkt mit der unveränderten Entfernung zwischen letzterem und dem Schenkelkopf als Halbmesser beschreiben. Die Streckung geschieht in dem Mafse, dafs die Bahn des Schenkelkopfs aus einer kreisförmigen in eine geradlinige, oder wenigstens nahezu geradlinige verwandelt wird. Durch direkte Beobachtungen an schreitenden Menschen konstatierten die Gebr. WEBER, dafs der Schenkelkopf während der Dauer der aktiven Phase eine geringe vertikale Schwankung erleidet, in der Art, dafs er sich unmittelbar vor dem Moment, in welchem er

senkrecht über den Unterstützungspunkt zu stehen kommt, etwas senkt, in diesem Moment selbst aber wieder hebt. Die Gröſse der Schwankung beträgt jedoch im mittel nur 31,7 mm. Die Drehung des Beins um den Fuſs erfolgt nicht um einen bestimmten Punkt, nicht um den zuerst aufgesetzten Fersenpunkt, sondern es wandert der Drehpunkt von der Ferse über die Sohlenfläche nach vorn bis zu den Zehen, mit andern Worten, die Sohle wickelt sich am Fuſsboden ab, wie ein Rad, so daſs der stemmende Teil successive nach vorn rückt. Die Gebr. WEBER weisen nach, wie durch diese Einrichtung jeder Schritt um eben so viel verlängert wird, als der abgewickelte Teil der Sohle beträgt; ohne diese Abwickelung würde die erste Phase schon in dem Moment beendigt sein, in welchem die Ferse den Boden verläſst und verlassen muſs, wenn der Schenkelkopf auf seiner geradlinigen Bahn erhalten werden soll. So schlieſst die erste Phase mit dem Augenblick, in welchem der stemmende Punkt der Sohle bis zu den Zehen vorgeschoben ist und diese den Boden verlassen. Es beginnt die zweite passive Phase: das vom Boden aufgehobene Bein hängt jetzt am Rumpfe, von demselben getragen, und führt die entgegengesetzte Drehung, eine Drehung des Fuſses um den Schenkelkopf, aus, indem es nach Art eines Pendels nach vorn schwingt. Wir haben gesehen, daſs das Abheben vom Boden erfolgt, wenn der Schenkelkopf weit vor den Aufstützungspunkt gerückt ist, das Bein also bedeutend nach hinten aus der vertikalen Lage abgelenkt ist; wir fügen hinzu, daſs diese Ablenkung nicht auf einer Rückwärtsbewegung im Hüftgelenk beruht, welche durch die Spannung des *ligamentum superius* unmöglich gemacht wird, sondern daſs es die gleichzeitige Vorwärtsneigung des Rumpfs ist, welche dem Bein, während es sich im maximum der Streckung im Hüftgelenk befindet, eine so beträchtliche Schräglage zuweist. Sobald es in dieser Lage nicht durch Muskelkräfte fixiert wird, verhält es sich wie ein aus der vertikalen Lage entfernter Pendel; es schwingt, von seiner Schwerkraft getrieben, um seinen Aufhängungspunkt in der Pfanne nach vorn, nach dem Gesetz der Trägheit über die vertikale Gleichgewichtslage hinaus, und zwar (bei der auſserordentlich geringen Reibung) eben so weit nach vorn, als es nach hinten abgelenkt war, wenn nicht durch Muskelwirkung die Schwingung früher unterbrochen wird. Bei ganz langsamem Gehen lassen wir das Bein die ganze Schwingung vollenden und es selbst noch ein Stückchen zurückschwingen; beim gewöhnlichen Gehen dagegen wird die Schwingung vor ihrer Vollendung durch Aufsetzen der Ferse auf den Boden unterbrochen, um so früher, je schneller wir gehen. Das Abheben der Zehen vom Boden geschieht durch eine leichte Beugung des Beins im Knie- und Fuſsgelenk; in dieser Beugung verharrt das Bein während der ganzen Pendelbewegung, und muſs in derselben verharren, wenn es nicht auf den Boden aufstoſsen soll, da ja, wie aus dem Verhalten des stützenden Beins hervorgeht, der Schenkelkopf

niedriger über der Erde getragen wird, als die Länge des gestreckten Beins beträgt. Sollte das Bein in dem gestreckten Zustande, in welchem es den Boden verläfst, schwingen, so bedürfte es einer enormen Schiefstellung des Beckens durch Neigung des Rumpfs nach der Seite des tragenden Beins, durch welche die Pfanne des schwingenden Beins so hoch über die des stemmenden erhoben würde, als die Differenz der geradlinigen Entfernung zwischen Schenkelkopf und Zehen bei dem schwingenden und dem tragenden Bein im Moment der gröfsten Beugung beträgt. So grofse seitliche Schwankungen des Rumpfs werden durch die leichte Anstrengung der Beuger des schwingenden Beins unnötig gemacht. Die Unterbrechung der Schwingung geschieht durch eine Streckung des Beins im Kniegelenk bis zum Aufstofsen der Ferse auf dem Boden, mit welchem Akt die zweite Phase beendigt wird.

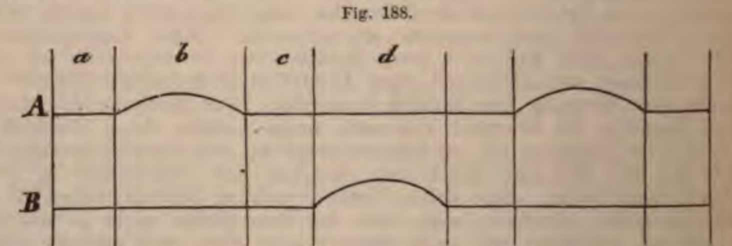
Zu diesen von den Gebr. Weber festgestellten Grundzügen der Mechanik des Gehens hat Meyer einige wichtige Zusätze geliefert. Während Webers Erörterungen ausschliefslich auf Profilbeobachtungen basiert sind und die Gehbewegungen auf eine der Gangrichtung parallele Vertikalebene projiziert darstellen, hat Meyer durch sorgfältige Untersuchungen auch diejenigen Bewegungen der Beine und des Rumpfs eruiert, welche in einer auf die genannte Ebene rechtwinkeligen Vertikalebene („Querprojektion"), und die, welche in horizontalen Ebenen geschehen. Er ist davon ausgegangen, gewisse Elemente der Gehbewegungen, wie das Tragen des Rumpfs auf einem Beine, das Stehen auf den Zehen, und elementare Gehbewegungen, das Gehen mit steifen Knieen, näher zu analysieren. Die wichtigsten von ihm ermittelten Thatsachen sind folgende. Ruht der Rumpf auf zwei Beinen, wie beim gewöhnlichen Stehen, so ist sein Schwerpunkt senkrecht über irgend einem zwischen beiden Füfsen gelegenen Punkt des Bodens gestellt; stehen wir dagegen auf einem Bein, so ist eine Lageveränderung des Rumpfs in der Art unerläfslich, dafs die Schwerlinie in den ruhenden Fufs selbst fällt. Ist diese Bedingung nicht erfüllt, so kann zwar der Rumpf für sich nicht gegen das Bein nach innen überfallen, da, wie wir gesehen haben, das *ligamentum teres* durch Spannung bei aufrechter Stellung die Überadduktion hindert, aber der Rumpf mufs mit dem tragenden Bein nach der inneren Seite überfallen. Die Korrektion der Rumpfstellung kann auf verschiedene Weise bewerkstelligt werden, am einfachsten vollzieht sich dieselbe nach Meyer auf folgenden zwei Wegen: entweder durch Seitwärtsbeugung (Abduktion) des Rumpfs im Hüftgelenk, oder durch Beugung (Dorsalflexion) des Fufsgelenks. In ersterem Falle genügt nach Meyers direkten Beobachtungen eine Winkeldrehung des Rumpfs im Hüftgelenk von 14° 54′; nimmt man an, dafs die Pfanne vertikal über dem Fufsgelenk steht, dafs demnach der Schwerpunkt, welcher ursprünglich über der Mitte zwischen beiden Pfannen liegt, um die halbe Entfernung beider = 8,6 cm seitlich bewegt werden mufs, so erhält man eine Winkeldrehung von 13° 49′. Das Plus, welches die direkte Beobachtung ergibt, erklärt sich einfach aus dem Umstande, dafs im vorliegenden Falle das am Rumpfe hängende Bein demselben hinzuzurechnen ist, der gemeinschaftliche Schwerpunkt beider aber etwas seitlich vom Schwerpunkt des Rumpfs allein, natürlich nach der Seite des hängenden Beins liegen mufs. Es ist daher auch die Lage dieses Beins auf die Gröfse der Winkeldrehung von wesentlichem Einflufs: hielt Meyer das schwebende Bein im höchstmöglichen Grade der Abduktion, so war zur Äquilibrierung eine Winkeldrehung von 19° 14′ erforderlich. Bei Anwendung des zweiten Korrektionsmittels bleibt der Fufs auf dem Boden, und das tragende Bein neigt sich gegen denselben nach vorwärts in der Flexionsebene des Astragalus. Da diese

Ebene nicht gerade nach vorn, sondern nach vorn und **auswärts** gerichtet ist, so wird durch diese Beugung der Schenkelkopf und mit ihm der Rumpfschwerpunkt ebenfalls nach auswärts geführt. Durch direkte Beobachtung und Rechnung fand Meyer, dafs zur Erreichung des Zwecks eine Winkeldrehung von 5° 14′ bis 5° 24′ genügt. Ein zweiter Beitrag Meyers behandelt das Stehen auf den Zehen, bei welchem es darauf ankommt, dafs die Schwerlinie des Rumpfs in den von den Zehen bedeckten Raum des Bodens fällt; die Beziehungen dieser Bewegungen zum Gehen, bei welchem sich der Fufs am Ende jeder aktiven Phase auf die Zehen erhebt, liegen auf der Hand. Die Schwerlinie des Körpers mufs so weit nach vorn verlegt werden, dafs sie **vor** den Mittelpunkt des ersten Metatarsusköpfchen fällt, damit den Fersen die Belastung genommen und ein Hebelarm, durch welchen sie gehoben werden, geschaffen wird. Diese Verlegung kann durch sehr verschiedene Mittel zuwegegebracht werden, teils durch Vorwärtskrümmung oder Vorwärtsneigung des Rumpfs im Hüftgelenk, teils durch Beugung im Knie, teils endlich durch Beugung oder Streckung im Fufsgelenk. Meyer erörtert die Wirksamkeit des letztgenannten Mittels. Durch Beugung im Fufsgelenk erheben wir uns auf die Zehen, wenn wir die ganzen Beine mit dem Rumpf um etwa 8° nach vorn gegen den Fufs beugen. Gewöhnlich bedienen wir uns der Streckung des Fufsgelenks zur Erhebung auf die Zehen. Nach vollendeter Erhebung liegen dabei die Zehen flach dem Boden an, der Fufs befindet sich im Maximum der Streckung, das Gelenk ist durch Muskelaktion gesteift, der Metatarsus bildet mit den Zehen einen stumpfen Winkel von etwa 100°; die Verkleinerung dieses Winkels und damit das Überfallen der Beine gegen die Zehen ist durch Gelenkhemmung zwischen Phalangen und Metatarsus verhindert. Meyer weist nach, dafs Streckung des Fufsgelenks allein diese Stellung unmöglich hervorbringen könne, da so die Ferse nicht entlastet werden würde; **vor** der Streckung mufs der Schwerpunkt bereits über die Zehen hinaus verschoben sein, sei es durch Vorwärtsneigung des Rumpfs, oder Beugung im Knie, oder Beugung im Fufsgelenk, oder mehrere dieser Mittel gemeinschaftlich. Führen wir die Streckung am freien Fufse aus, so lehrt die Beobachtung, dafs die Fufsspitze dabei nach hinten und innen geführt wird; ersteres durch Bewegung im oberen Astragalusgelenk, letzteres hauptsächlich durch Rotation im zweiten Fufsgelenk, aus dessen Einrichtung Meyer die Notwendigkeit einer solchen Rotation nachzuweisen sucht. Strecken wir den mit der Spitze am Boden fixierten Fufs, so wird umgekehrt das Bein mit dem Körper nach vorn und aufsen geführt. Geschieht die Erhebung auf den Zehen beider Füfse, so kann der Körper zwar der Bewegung nach vorn folgen, nicht aber ohne weiteres der Bewegung nach aufsen, da er unmöglich gleichzeitig nach rechts und nach links auswärts sich bewegen kann. Es müssen daher Momente vorhanden sein, welche beim Erheben auf die Zehen den entgegengesetzten Zug der beiden unteren Fufsgelenke nach auswärts kompensieren. Diese kompensierenden Momente liegen nach Meyer in einer Rotation des Oberschenkels im Hüftgelenk nach innen, verbunden mit einer Abduktion in demselben Gelenke und einer geringen Beugung des Rumpfs nach vorn. Die Beugung des Rumpfs und die Rotation des Oberschenkels nach innen machen durch Erschlaffung des *ligamentum superius* die Abduktion möglich; die Vorwärtsdrehung des Rumpfs (um 13° 23′) wird durch eine Beugung der Wirbelsäule in ihrem Lendenteil kompensiert. Eine dritte Voruntersuchung Meyers behandelt das Pendeln des Beins. Er weist nach, dafs das Bein hierbei nicht gerade nach vorn, sondern zugleich etwas nach innen bewegt wird, und gibt die Gröfse des Neigungswinkels, welcher mithin zwischen der Schwingungsebene des Beins und der Medianebene des Körpers besteht, auf 4° 32′ an. Dafs diese Richtung der Pendelbewegung auch beim gewöhnlichen Gehen eingehalten wird, geht nach Meyer aus dem Umstande hervor, dafs in den Fufsspuren eines gehenden Menschen alle Abdrücke beider Fersen durch eine gerade Linie („die Ganglinie") verbunden werden können.

Aufser der normalen Gangart, deren Elemente wir nach WEBERS klarer Darstellung erörtert haben, gibt es noch einige andre, deren wir uns nur unter ungewöhnlichen Umständen bedienen. So lehrt der einfache Versuch, dafs wir auch mit gesteiften Knieen, indem wir das Bein mit dem Rumpf im Fufsgelenk nach vorn drehen, gehen können. Das Verhalten des Rumpfs ist dabei notwendigerweise etwas anders, als bei der gewöhnlichen Gangweise; derselbe mufs beträchtlichere Stellungsveränderungen erleiden, sowohl erhebliche Vertikalschwankungen in einer der Gangrichtung parallelen Ebene, da die kompensierenden Beugungen und Streckungen des Kniegelenks in Wegfall gekommen sind, als auch gröfsere Seitenschwankungen, da das gesteifte Bein seine Pendelbewegung, ohne aufzustofsen, nur ausführen kann, wenn ihm durch Erhebung seines Aufhängepunkts Raum geschaffen wird. Zweitens hat MEYER gezeigt, dafs es auch eine Gangart gibt, welche nur durch primäre Bewegungen im Kniegelenk ausgeführt wird, von welcher wir jedoch in der Regel ebensowenig Gebrauch machen, als von der Gangart mit gesteiften Knieen. Kombinationen der Bewegungen im Kniegelenk mit solchen im Fufsgelenk zu Gehbewegungen sind in sehr verschiedener Art und sehr verschiedenem Grade möglich.

Im vorhergehenden ist die Thätigkeit eines Beins im Zeitraum zweier aufeinander folgender Schritte erläutert worden; die Untersuchung der gleichzeitigen Bewegung beider Beine in den verschiedenen Momenten jenes Zeitraums hat folgendes ergeben. Aus dem Umstande, dafs die aktive Phase eines Beins längere Zeit in Anspruch nimmt als die passive, ergibt sich, dafs beide Beine sich nicht in der Weise im Tragen des Rumpfs ablösen können, dafs das eine in dem Moment aufgesetzt wird, wo das andre den Boden verläfst. Das schwingende Bein wird einige Zeit früher mit der Ferse aufgesetzt, ehe das tragende mit den Zehen vom Boden abgehoben wird, so dafs es in dem Zeitraum jedes Schritts einen Abschnitt gibt, in welchem beide Beine auf dem Boden stehen. Am besten verdeutlicht dies folgende von den Gebr. WEBER gegebene graphische Darstellung, in welcher die obere Zeichenreihe dem einen, die untere dem andren Beine angehört, ein gerader Strich den Zustand des Aufstehens auf dem Boden, ein Bogen den Zustand des freien Pendelns darstellt.

Fig. 188.



Es zeigt sich, dafs im Zeitraum a beide Beine aufstehen, in b das Bein A schwingt, B im Tragen fortfährt, in c beide aufstehen, in d di Bein A zu tragen fortfährt, und B seine Pendelschwingung vollführ Der Zeitraum, in welchem beide Beine aufstehen, verkürzt sich mit d zunehmenden Geschwindigkeit des Gehens. Die Abänderungen d

beschriebenen Beinbewegungen mit der verschiedenen Geschwindigkeit des Gehens sind nach den Gebr. Weber folgende. Eine auf den ersten Blick überraschende, aber sowohl durch direkte Beobachtung als auf theoretischem Wege leicht zu konstatierende Thatsache ist die, daſs mit einer Verkürzung der Dauer der Schritte notwendig auch eine Vergröſserung der Schritte verbunden ist, daſs daher beide Momente gemeinschaftlich die Länge des in gegebener Zeit zurückgelegten Weges vergröſsern. Die Grundbedingung des langsamen und schnellen Gehens liegt in der Höhe, in welcher die beiden Schenkelköpfe über dem Fuſsboden getragen werden: je höher wir sie tragen, desto langsamer, je niedriger, desto schneller ist der Gang. Je höher wir den Schenkelkopf tragen, desto weniger kann das Bein aus der vertikalen Lage entfernt werden, desto kürzer muſs daher notwendig der Schritt werden. Je tiefer wir ferner den Schenkelkopf tragen, eine desto geneigtere Lage erhält das stemmende Bein, desto gröſser ist die Beschleunigung des Rumpfs, desto geschwinder muſs das schwingende Bein den Rumpf einzuholen suchen, desto früher wird es aufgesetzt, desto geringer ist mithin die Dauer des Schrittes. Da von der Höhe, in welcher der Schenkelkopf getragen wird, der Umfang, in welchem das tragende Bein verkürzt und verlängert wird, abhängt, so kann man die Geschwindigkeit des Gehens auch als von dem Umfang der abwechselnden Verkürzung und Verlängerung des Beins abhängig ausdrücken. Die Dauer eines Schritts können wir, wie aus dem vorhergehenden folgt, innerhalb gewisser Grenzen dadurch beliebig verkürzen oder verlängern, daſs wir die Pendelschwingungen des hängenden Beins früher oder später durch Aufsetzen der Ferse unterbrechen. Die längste Dauer eines Schritts erreichen wir, wenn wir das Bein nicht allein seine ganze Schwingung vollenden, also es ebensoweit nach vorn über die vertikale Lage hinaus schwingen lassen, als es nach hinten abgelenkt war, sondern wenn wir es nach vollendeter Schwingung sogar noch eine Strecke zurückpendeln lassen. Die kürzeste Dauer erreichen wir, wenn wir die Schwingung gerade in der Hälfte, also im Moment, wo das Bein die vertikale Lage passiert, unterbrechen; eine gröſsere Abkürzung der Schwingung ist beim Gehen natürlich nicht möglich, da das Bein erst, wenn es die vertikale Lage erreicht hat, zur Unterstützung des Rumpfs geeignet wird. Lassen wir das Bein über die Gleichgewichtslage hinausschwingen, so wird die Dauer des Schritts nicht allein um das Plus der Schwingungsdauer vergröſsert, sondern auch noch um den Zeitraum, in welchem beide Beine gleichzeitig auf dem Boden stehen, da dieser Zeitraum erst hinzukommt, wenn wir die Schwingung mehr als ihre Hälfte vollenden lassen. Setzen wir den Fuſs auf, bevor er die Vertikale passiert, so muſs das andre Bein so lange noch auf dem Boden bleiben und durch Verlängerung den Rumpf tragen und fortschieben, bis der Schenkelkopf

senkrecht über dem aufgesetzten Fuſs schwebt und das zweite Bein zum Tragen fähig wird; unterbrechen wir die Schwingung in der Hälfte ihres Ausschlags, so wird der Zeitraum des gleichzeitigen Aufstehens beider Beine null.

Das wechselnde Verhältnis der Dauer des Aufstehens und des Schwingens eines Beins bei verschiedener Schrittdauer ist aus folgender WEBERscher Tabelle ersichtlich.

Schrittdauer	Dauer des Stehens	Dauer des Schwingens
0,317′	0,317″	0,317″
0,430	0,513	0,347
0,463	0,504	0,422
0,582	0,694	0,572
0,660	0,782	0,538

Die Schwingungsdauer eines Beins ist eine unabänderlich durch die Länge desselben bestimmte Gröſse, wie aus den bekannten Pendelgesetzen hervorgeht. Bestimmen wir diese Gröſse direkt, so können wir ohne weiteres, indem wir sie halbieren, die kürzeste Schrittdauer erfahren. Die Gebr. WEBER maſsen an den Beinen verschiedener Personen die Dauer der Pendelschwingung und fanden dieselbe im mittel (von sehr wenig differierenden Einzelwerten) 0,693 Sek.; die kürzeste Schrittdauer beträgt hiernach 0,346 Sek., eine Gröſse, die mit der direkt beobachteten Schrittdauer beim schnellsten Gehen, 0,332 Sek., ziemlich übereinstimmt; den Unterschied leiteten die Gebr. WEBER von dem Einziehen des Beins bei jedem Schritte her; wahrscheinlich erklärt sich derselbe jedoch daraus, daſs das Vorwärtsschwingen des getragenen Beins keine absolut reine, sondern eine durch Einmischung willkürlicher Muskelaktion beschleunigte[1] Pendelbewegung ist. Beim geschwindesten Gehen fanden sie den in einer Sekunde zurückgelegten Weg im mittel = 2,600 Meter (beim Auftreten mit dem Ballen nur 2,3475 Meter). Noch eine andre von MAREY[2] durch ein sinnreiches graphisches Untersuchungsverfahren ermittelte Eigentümlichkeit unterscheidet die Schenkelschwingung beim Gehen von einer einfachen Pendelschwingung; die Geschwindigkeit der ersteren ist eine im wesentlichen durchweg gleichmäſsige, diejenige der zweiten bekanntlich periodisch beschleunigt und verlangsamt. MAREY selbst macht indessen darauf aufmerksam, daſs die von ihm erhaltenen Aufzeichnungen der Fuſsbewegungen nicht allein die schwingende Bewegung des Beins, sondern gleichzeitig auch die fortschreitende des Fixationspunkts desselben, des Beckens, zum Ausdruck bringen. Sind nun beide Bewegungen für sich allein betrachtet ungleichmäſsig beschleunigte, wie angenommen werden darf, so kann bei ihrer gemeinschaftlichen Übertragung auf die einheitliche Masse des Fuſses letzterer ganz wohl eine einförmige Geschwindigkeit erlangen, falls

[1] DUCHENNE, *Physiol. des mouvements* etc. Paris 1867. — MAREY, *Cpt. rend.* 1874. T. LXXIX. p. 125. — BUCHNER. *Arch. f. Anat. u. Entwicklungsgesch.* 1877. p. 22.

[2] MAREY, *Travaux du laboratoire de M. Marey.* Année 1875. Paris 1876. p. 255 (275).

Geschwindigkeitsmaxima der einen Bewegung mit den Geschwin-
:eitsminima der andren zusammentreffen. Aus der erwähnten
sikalischen Differenz zwischen Bein- und Pendelschwingung folgt
, daſs wir die Lageänderung der Beine beim Gehen als aus
i verschiedenen Kraftwirkungen bedingt anzusehen haben, von
en die eine in dem vorwärts treibenden Stoſse des auf den Boden
;esetzten Fuſses gegeben ist, die andre der Weberschen Lehre
äſs in der Schwere des aus seiner Gleichgewichtsstellung ent-
ten Beins enthalten sein kann, folgt aber an und für sich nicht
ı, daſs die schwingende Bewegung der Beine beim Gehen sich
wesentlichsten Teile unabhängig vom Pendelgesetze abwickele.

Zur Verdeutlichung des oben erläuterten Verhältnisses zwischen Schritt-
r und Schrittgröſse bei verschiedener Gehgeschwindigkeit teilen wir in
nder Tabelle einige der Weberschen Zahlen mit. Beim Gehen eines Wegs
43,43 Meter mit verschiedener Geschwindigkeit betrug die

Schritt-zahl	Zeit in Sek.	Schrittdauer in Sek.	Schrittlänge in Metern	Geschwin-digkeit.
51	18,12	0,335	0,851	2,397
52	20,48	0,394	0,835	2,119
54	22,55	0,417	0,804	1,928
54	24,83	0,460	0,804	1,748
55	26,38	0,480	0,790	1,646
57	28,90	0,507	0,762	1,503
60	33,70	0,562	0,724	1,288
61	34,92	0,572	0,712	1,245
65	39,27	0,604	0,668	1,106
66	41,60	0,630	0,658	1,044
69	45,72	0,663	0,629	0,949
69	46,07	0,668	0,629	0,942
73	53,02	0,726	0,595	0,819
76	57,72	0,760	0,572	0,753
80	68,78	0,860	0,543	0,631
82	69,40	0,846	0,530	0,627
88	79,67	0,905	0,493	0,545
97	93,67	0,966	0,448	0,464
101	104,08	1,030	0,430	0,417
109	114,40	1,050	0,398	0,379.

Den Schluſs dieses Abschnitts möge eine von Meyer gegebene
treffliche Analyse der verschiedenen Modifikationen des aufrechten
ıgs bilden, obschon dieselbe mit den Weberschen Anschauungen
ıt völlig im Einklang ist. Die Vorwärtsbewegung des Rumpfs
ch die Beine kann nach zwei wesentlich verschiedenen Grund-
tzen geschehen: nach dem einen wird der Rumpf in einer hori-
ıtalen, nach dem andren in einer vertikalen Ebene fort-
egt. Ersteres geschieht, indem der Rumpf um eine vertikale
ch das Hüftgelenk des ruhenden Beins gelegte Achse gedreht
d, so daſs, wenn z. B. das linke Bein aufsteht, die rechte Becken-
fte einen horizontalen Kreisbogen nach vorn und innen um
durch den linken Schenkelkopf gehende Vertikalachse beschreibt,
hdem vorher der Rumpf mit dem rechten Beine durch Seitwärts-
gung über den linken Fuſs äquilibriert worden ist. Dieses Grundgesetz

findet nach MEYER bei solchen Personen, welche ein hölzernes Bein haben, ziemlich reine Anwendung. Das zweite Grundgesetz findet seinen Ausdruck in der gewöhnlichen, von den Gebr. WEBER erläuterten Gangbewegung, bei welcher der Rumpf durch Beugung und Streckung des Beins in einem vertikal liegenden Bogen (der aber nach WEBER nahezu eine gerade Linie ist) vorwärts bewegt wird. Nach MEYER beruhen die meisten Gangarten auf einer Kombination beider Grundgesetze, und erfolgt die Vorwärtsbewegung des Rumpfs daher in einem schief liegenden Bogen von jeder möglichen Neigung. Beim Vorherrschen des ersten Grundgesetzes erhält der Gang durch die notwendigen horizontalen Schwankungen etwas Wackelndes, wie dies bei fetten Personen und Schwangeren wegen der Belastung des Rumpfs häufig zu beobachten ist. Beim Vorherrschen des zweiten Grundgesetzes soll der Gang ein nickendes Ansehen gewinnen. Die Anwendung des zweiten Gesetzes gestattet eine Menge Variationen, welche teils auf die Art der Verwertung der Beingelenke, um welche der vertikale Bogen beschrieben wird, teils auf die Kräfte, welche ihn hervorbringen, zurückführbar sind. MEYER teilt den vertikalen Bogen, welchen der Schenkelkopf mit dem Rumpf beschreibt, in drei Abteilungen, den Hauptbogen, den vorderen und den hinteren Ergänzungsbogen. Unter Hauptbogen wird derjenige Abschnitt des Bogens verstanden, welchen der Schenkelkopf beschreibt, während der Schwerpunkt von der Sohle unterstützt wird, also senkrecht über einem ihrer Punkte zwischen dem hinteren Fersenrand und dem ersten Metatarsusköpfchen steht. Das Maximum dieses Hauptbogens kann daher nicht gröfser sein, als der Abstand zwischen den genannten Grenzpunkten der Sohle (17,5 cm). Als hinterer Ergänzungsbogen wird derjenige Abschnitt bezeichnet, welchen der Schenkelkopf beschreibt, bevor er senkrecht über den hinteren Rand der Ferse gelangt, als vorderer Ergänzungsbogen dagegen derjenige Abschnitt, welchen der Schenkelkopf beim Überschreiten der vertikalen Lage über dem Metatarsusköpfchen, also beim Überfallen nach vorn beschreibt. MEYER erläutert die Entstehung dieser drei Elemente des vertikalen Bogens bei den beiden Elementargangarten, dem Gehen mit steifen Knieen und dem nur durch Kniebewegung erzeugten Gang, folgendermafsen. Ist bei letzterem der Fufs flach mit der Sohle auf den Boden aufgesetzt, die Tibia in der möglichsten Beugung gegen den Fufsrücken und das Knie so gebogen, dafs die Schwerlinie noch hinter den hinteren Fersenrand fällt, dann liegt für den hinteren Ergänzungsbogen das Zentrum in der Drehachse des Knies, während der vordere durch Überfallen des ganzen Beins um den Mittelpunkt des ersten Metatarsusköpfchens zustande kommt. Beim Gang mit steifen Knieen hat dagegen der hintere Ergänzungsbogen und der Hauptbogen sein Zentrum in der Drehachse des Fufsgelenks, nur der vordere Ergänzungsbogen unverändert im ersten Metatarsusköpfchen.

mplizierter und mannigfaltiger sind die Verhältnisse der Bogen-
mente bei den verschiedenen Arten des gewöhnlichen Gangs mit
mbinierter Benutzung des Fuſs- und Kniegelenks. Der vordere
gänzungsbogen findet nach MEYER unter allen Umständen sein
ntrum im Metatarsusköpfchen, der hintere dagegen und der Haupt-
gen können folgende verschiedene Zentren haben: 1. das Fuſsgelenk
verschiedener unverrückter Beugung des Knies (jedoch nicht unter
5°, da sonst das Maximum der Fuſsbeugung erreicht wird, ehe
Schwerpunkt über das Metatarsusköpfchen gelangt); 2. das Knie-
enk bei verschiedener unverrückter Beugungsstellung des Fuſs-
enks (wobei jedoch die Tibia nicht unter 75° gegen den Boden
neigt sein darf); 3. das Fuſsgelenk, während zugleich in dem Knie-
enk eine Beugung oder Streckung (innerhalb 180°—115° Neigung
Femur gegen die Tibia) geschieht; 4. das Kniegelenk, während
ses selbst durch Bewegung im Fuſsgelenk einen Kreisbogen be-
reibt; 5. kann der hintere Ergänzungsbogen um das eine, der
uptbogen um ein andres der genannten Zentren beschrieben werden,
Fall, welcher beim gewöhnlichen Gang zutrifft. Die drei Bogen-
mente können untereinander die verschiedensten Geschwindigkeits-
d Gröſsenverhältnisse haben. Was die ersteren betrifft, so hängt die
schwindigkeit des hinteren Ergänzungs- und Hauptbogens von der
ergie der sie erzeugenden Muskelaktion ab, kann daher in weitem
nfange variieren, während die Geschwindigkeit des von der Schwere
eugten vorderen Ergänzungsbogens nur durch den Grad der Ge-
windigkeit, mit welcher der Schenkelkopf über dem Metatarsus-
pfchen anlangt, verändert werden kann. Wichtiger sind die Differenzen
den Gröſsenverhältnissen der Bogenstücke; durch verschiedene
ombination verschiedener Gröſsen derselben entstehen nach MEYER
ensoviele Modifikationen des gewöhnlichen Gangs, durch gänzliches
egfallen des einen oder des andren, selbst zweier Bogenstücke, be-
ndere Gangarten. Folgende tabellarische Übersicht, in welcher ein
das Vorhandensein, ein — das Fehlen eines der Bogenabschnitte aus-
ückt, erläutert diese aus ihrer Bezeichnung verständlichen Gangarten.

Gangart:	Hinterer Ergänzungsbogen	Hauptbogen	Vorderer Ergänzungsbogen
Gewöhnlicher Gang . .	+	+	+
Schleichender Sohlengang	+	+	—
Sohlen-Eilgang	—	+	+
Zehengang	+	—	+
Schleichender Zehengang	+	—	—
Zehen-Eilgang	—	—	+
Stampfender Gang . . .	—	+	—

Endlich gibt MEYER folgende Charakteristik der Modi-
kationen des gewöhnlichen Gangs. Er unterscheidet in
r Fortbewegungslinie, welche der Rumpf beschreibt, zweierlei Ab-
nitte: die Hauptbogenabschnitte, welche den Hauptbogen

entsprechen, und die Ergänzungsabschnitte, von denen jeder dem vorderen Ergänzungsbogen je eines hinteren Beins und dem hinteren Ergänzungsbogen je eines vorderen Beins zugehört. MEYER unterscheidet im gewöhnlichen Gang einen mittleren Schritt, bei welchem Haupt- und Ergänzungsbogenabschnitte gleich groſs sind, einen kurzen Schritt, bei welchem die letzteren kleiner als erstere, und einen langen Schritt, bei welchem sie umgekehrt gröſser als die Hauptbogenabschnitte sind. Jeder Ergänzungsbogenabschnitt ist aber wieder aus zwei Elementen laut obiger Definition zusammengesetzt, so daſs die Gangvarietäten dadurch entstehen, daſs die Grenze zwischen beiden Elementen bald in die Mitte, bald mehr an das vordere, bald mehr an das hintere Ende des Ergänzungsbogenabschnitts fällt. Im ersteren Falle entsteht der ruhige Schritt, im zweiten Falle der flüchtige, im dritten der träge Schritt. Der flüchtige Schritt geht in den Eilgang über, wenn die Grenze zwischen beiden Elementen bis an das vorderste Ende des Abschnitts rückt, d. h. das vordere Element, der hintere Ergänzungsbogen des vorderen Fuſses, gleich null wird; der träge Schritt geht in den schleichenden Gang über, wenn umgekehrt die Grenze an das hintere Ende rückt, das hintere Element, der vordere Ergänzungsbogen des hinteren Fuſses, gleich null wird.

Es ist leicht abzusehen, daſs diese treffliche Charakteristik MEYERS nur die Grundformen des Gangs umfaſst, daſs aber auſser diesen und zwischen diesen noch unendliche Modifikationen liegen, ganz abgesehen von denjenigen, welche durch Einmischung allerhand fremder Bewegungselemente auſser den wesentlichen Beugungs- und Streckungsbewegungen im Knie- und Fuſsgelenk, oder dem Fehlen wesentlicher Elemente in krankhaften Zuständen hervorgebracht werden können.

§ 153.

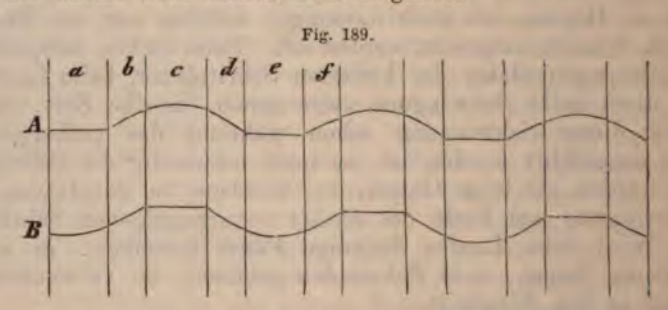
Das Laufen. Eine schnellere Art der Fortbewegung des Rumpfs durch die Beine, als das Gehen, bildet das Laufen, welches zwar auf denselben wesentlichen Beinbewegungen beruht, jedoch durch einige Modifikationen derselben gröſsere und mehr Schritte in gegebener Zeit zu machen gestattet. Wir folgen auch hier der WEBERschen Darstellung. Der wesentlichste Unterschied zwischen Laufen und Gehen ist darin begründet, daſs an die Stelle desjenigen Zeitraums beim Gehen, in welchem beide Beine gleichzeitig den Boden berühren, beim Laufen ein Zeitraum vorkommt, in welchem kein Bein aufsteht, beide vom Rumpfe getragen an demselben pendeln. Dieses Schweben des Rumpfs mit beiden Beinen wird dadurch ermöglicht, daſs das tragende Bein bei jedem Schritt durch kraftvolle Streckung dem Rumpf eine Wurfbewegung erteilt. Während beim Gehen der Schrittlänge eine bestimmte Grenze

; der halben Spannweite der Beine gesetzt ist, können wir beim
ufen den Rumpf über eine beträchtlich gröſsere Strecke hinweg-
rfen und dadurch die Schrittlänge vergröſsern. Die Dauer
Schritte wird beim Laufen durch den Umstand verkürzt, daſs
hrend des Zeitraums, in welchem der Körper fliegt, beide Beine
ichzeitig einen Teil ihrer Schwingung vollenden, sowohl das Bein,
lches zu Beginn, als auch dasjenige, welches erst am Ende des
zenden Schritts aufgesetzt werden soll. Beim Gehen entspricht die
be Schwingungsdauer der kleinsten Schrittdauer, beim Laufen er-
dert diese halbe Schwingung zwar genau dieselbe Zeit, da aber
Teil dieser Schwingung schon während des vorhergehenden
ıritts ausgeführt worden ist, so muſs notwendig die Schrittdauer
iner werden als beim Gehen, bei welchem im günstigsten Falle
Schwingung am Ende des nächst vorangegangenen Schritts be-
ınt. Wird beim Laufen diejenige Phase desselben, in welcher
de Beine fliegen, zum Schwinden gebracht, so verwandelt sich
r Lauf in den Eilschritt.

Wie beim Gehen, so kehrt auch beim Laufen an jedem Beine
e bestimmte Reihe von Bewegungen in regelmäſsigen Perioden
eder; die Dauer dieser Reihe entspricht der Zeit eines Doppel-
ıritts oder richtiger Doppelsprungs. Wir haben in der Bewegung
les Beins auch hier zwei Phasen zu unterscheiden: die aktive
ıase, innerhalb deren das Tragen und Fortbewegen des Rumpfs
ttfindet, und die passive Phase, während welcher das Bein als
ndel am Rumpfe schwingt. Die Dauer dieser beiden Phasen
rhält sich beim Laufen umgekehrt wie beim Gehen; der Zeitraum,
welchem das Bein, vom Körper getragen, schwingt, ist gröſser als
r, in welchem es aufsteht, während beim Gehen der letztere Zeit-
ım länger, oder im günstigsten Falle, an der Grenze zwischen
ehen und Laufen, ebenso lang, als ersterer ist. In der aktiven
ıase wird das am Ende seiner Schwingung aufgesetzte Bein beträcht-
h im Knie- und Fuſsgelenk gebogen, und zwar beträchtlicher als beim
ehen, da es eben die Aufgabe hat, den Rumpf durch kraftvolle
reckung zu werfen; im Moment der senkrechten Unterstützung
s Rumpfs befindet sich daher der Schenkelkopf in geringerer
tfernung vom Fuſsboden als beim Gehen. Die Pendelschwingung
rläuft, wie dies aus ihrer Natur hervorgeht, auf gleiche Weise wie
im Gehen. Aus dem Umstande, daſs der Rumpf bei jedem Schritt
worfen wird, sollte man schlieſsen, daſs er beträchtliche vertikale
hwankungen erleide, bei jedem Schritt einen Bogen beschreibe;
rkwürdigerweise sind nach direkten Beobachtungen der Gebr. WEBER
vertikalen Schwankungen beim gewöhnlichen Lauf, den sie Eil-
uf nennen, sogar geringer als beim gewöhnlichen Gang, betragen
r 20—30 mm. Da dieser Wert nur auf Grund von Profil-
ojektionen gewonnen ist, so bleibt unentschieden, wie viel davon
die seitlichen Schwankungen des Rumpfs zur abwechselnden

Äquilibrierung auf einem Beine abgerechnet werden mufs. Die gleichzeitigen Zustände beider Beine leuchten wiederum am besten aus beifolgender graphischer Darstellung der Gebr. WEBER ein, in welcher wie oben ein Strich den Zustand des Aufstehens, ein Bogen den Zustand der Pendelschwingung bedeutet, die obere Reihe dem einen, die untere dem andren Bein angehört.

Fig. 189.



Aus der Kurve A ergibt sich, dafs der Zeitraum des Schwingens bcd um die Stücken $b+d$ gröfser als der Zeitraum des Aufstehens a oder e ist. Betreffs der gleichzeitigen Zustände beider Beine zeigt sich, dafs der kleinere Zeitraum, in welchem das eine Bein aufsteht, in die Mitte des längeren fällt, in welchem das andre schwingt, wie in c und e, ferner dafs in den kleinen Zeiträumen b, d und f beide Beine in Schwingung begriffen sind, in b das am Ende seines Schritts (in c) aufzusetzende Bein B seine Schwingung eben vollendet, während das erst am Ende des folgenden Schritts (in e) aufzusetzende Bein A seine Schwingung eben beginnt, in d umgekehrt A die Schwingung vollendet, B eine neue beginnt.

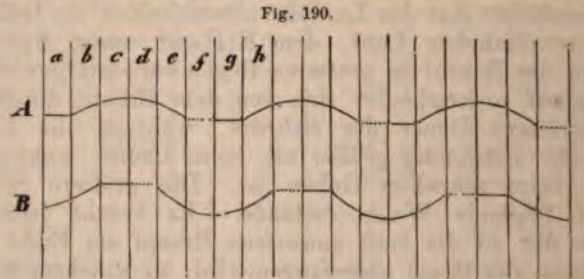
Wenn wir beim Gehen den Zeitraum, in welchem beide Beine aufstehen, bis zu null verkürzen, wird die gröfste Gehgeschwindigkeit erreicht; beim Laufen dagegen wird durch die Unterdrückung des Zeitraums, in welchem beide Beine schwingen, nicht die gröfste Laufgeschwindigkeit erzielt. Wir können die Geschwindigkeit noch beträchtlich vergröfsern, wobei aber gleichzeitig wieder der in Rede stehende Zeitraum wächst. Hieraus folgt ein wichtiger Unterschied zwischen Gehen und Laufen: während es bei ersterem für jede Schrittdauer nur eine bestimmte Schrittlänge und für jede Schrittlänge nur eine bestimmte Schrittdauer gibt, finden wir beim Laufen zwar für jede Schrittlänge nur eine bestimmte Schrittdauer, nicht aber umgekehrt; sondern es gibt für jede Schrittdauer zwei verschiedene Schrittlängen, deren Differenz desto gröfser ausfällt, je länger der Zeitraum ist, in welchem beide Beine schweben. Die Ursache dieses Verhaltens liegt nach den Gebr. WEBER in dem Umstand dafs wir die Wahl zwischen zwei Höhen haben, in denen wir d Schenkelkopf über dem Boden tragen können. Einmal können w während der Zeitraum des gleichzeitigen Schwebens beider Bei-

on null an wächst, die Schenkelköpfe allmählich niedriger tragen nd dadurch günstigere Verhältnisse für die Streckkraft herbeiführen, o daſs der Rumpf weiter geworfen wird. Das andre Mal können rir umgekehrt während des Wachsens jenes Zeitraums den Schenkelopf allmählich höher heben und dadurch bewirken, daſs während es Wurfs das stemmende Bein, vom Rumpf nachgezogen, den Boden früher verläſst, bevor die Schrittdauer verflossen ist oder das ndre Bein auftritt.

Als besondere Art des Laufens unterscheiden die Gebr. WEBER on dem gewöhnlichen Lauf, dem Eillauf, einen Sprunglauf, ei welchem der Rumpf in gröſseren Bogen vorwärts geworfen wird. Der Sprunglauf unterscheidet sich von dem Eillauf durch eine beächtlich gröſsere Dauer der Schritte, während die Länge der Schritte nicht notwendig gröſser als beim Laufe, wohl aber stets röſser als beim schnellen Gehen ist. Die gröſsere Schrittdauer ommt auf folgende Weise zustande. Es beruht jedes Laufen arauf, daſs der in die Luft geworfene Rumpf am Ende der Falleit von einem der Beine aufgefangen wird, zu welchem Zweck daselbe im bezeichneten Augenblick senkrecht gegen den Boden estemmt sein muſs. Zu dieser Unterstützung ist das Bein aber in nehreren Momenten seiner Pendelschwingung geeignet, einmal, wenn s nach Vollendung der ersten Hälfte der Schwingung senkrecht nter den Rumpf kommt, zweitens aber auch, wenn es seine ganze Schwingung vollendet hat und in der Hälfte seines Rückschwungs ie vertikale Lage unter dem Rumpfe erreicht. Im Eillauf wird un das Bein wirklich stets, so wie es zum ersten mal zur ertikalen Lage gelangt, also nach der ersten halben Schwingung, ufgesetzt und gegen den Boden gestemmt. Beim Sprunglauf daegen lassen wir das Bein seine ganze Schwingung von hinten nach vorn ollenden; anstatt es aber bis zur senkrechten Lage zurückschwingen u lassen, setzen wir es schon am Ende der Schwingung schräg ach vorn geneigt auf den Boden auf, jedoch ohne zu stemmen, in infacher Berührung; das Stemmen gegen den Boden beginnt erst n dem Moment, in welchem der Rumpf mit dem Schenkelkopf in einer fliegenden Bewegung senkrecht über dem Fuſspunkte angeangt ist. Es leuchtet ein, daſs der Rumpf beim Sprunglauf weit änger als beim Eillauf ununterstützt in der Luft schwebt, bei letzerem nur bis zur Vollendung der halben Schwingung, bei ersterem agegen nicht allein bis zur Vollendung der ganzen Schwingung, ondern auch noch den ganzen Zeitraum lang, in welchem das vorn ufgesetzte Bein, ohne zu stemmen, den Boden berührt. Während eim Gehen und beim Eillauf der Zeitraum, innerhalb dessen ein Bein eine ganze Bewegungsreihe ausführt, in zwei Abteilungen zerfiel, nüssen wir bei den Bewegungen des Beins im Sprunglauf drei Phasen unterscheiden, den Zeitraum eines Doppelsprungs in drei Abteilungen zerfällen: die erste gröſste, in welcher das Bein seine

ganze Schwingung vollendet, die zweite, in welcher es den Boden berührt, ohne zu stemmen, und die dritte, der vorhergehenden ungefähr gleiche, in welcher das Bein stemmt und den Rumpf vorwärts wirft. Das Verhältnis dieser Abteilungen und das gleichzeitige Verhalten beider Beine im Sprunglauf verdeutlicht wiederum folgende WEBERsche Darstellung, in welcher Strich und Bogen dieselbe Bedeutung wie oben haben, die punktierte Linie den Zustand der Berührung des Beins mit dem Boden ohne Stemmen ausdrückt.

Fig. 190.



Es ergibt sich, wenn wir ein Bein, z. B. *A*, betrachten, daſs die Zeit der Pendelschwingung (*b c d e*) etwa doppelt so groſs ist, als die Zeit des bloſsen Aufstehens (*f*) und des Stemmens (*g*) zusammen. Eine Vergleichung beider Beine lehrt, daſs, wie beim Eillauf, der Zeitraum des Aufstehens und Stemmens des einen Beins in die Mitte des Zeitraumes der Schwingung des andren fällt: während *A* seine Schwingung beginnt, endigt *B* dieselbe, und während *A* seine Schwingung vollendet, beginnt *B* schon eine neue, so daſs in *b* und *e*, wie beim Eillauf, beide Beine in Schwingung begriffen sind.

Die Schnelligkeit des Fortkommens ist beim Sprunglauf weit geringer als beim Eillauf; er gewährt dafür vor letzterem andre Vorteile. Vor allem ist er weniger anstrengend, als der Eillauf, bei welchem der schnelle Wechsel der Bewegungen sehr bald Atemlosigkeit und Herzklopfen herbeiführt. Wir benutzen den Sprunglauf ferner, wo es gilt, bestimmte Stellen des Bodens absatzweise zu erreichen, und sobald wir eine zu starke Beschleunigung des Körpers, die ein rasches Anhalten unmöglich macht, vermeiden wollen, so z. B. beim Bergabwärtslaufen.

Die beiden erörterten Laufarten dürfen als Normalarten betrachtet werden; sicher aber lassen sich eben so viele Unterarten derselben und ungewöhnlichere besondere Laufarten auſserdem unterscheiden, wie beim Gehen. Eine genauere Analyse dieser Laufmodifikationen fehlt noch, ebenso dürfte eine noch zu erwartende genauere Untersuchung gewisser andrer, auf ebenem Boden zuweilen zur wirklichen Anwendung kommender Lokomotionsarten, von denen wir nur beispielsweise das Schlittschuhlaufen, das Rückwärtsgehen erwähnen, manches Interessante bieten.

VON DER STIMME UND SPRACHE.

§ 154.

Allgemeines.[1] Die Gründe, welche die Erläuterung der Stimme und Sprache an dieser Stelle rechtfertigen, sind bereits oben angedeutet, und wenn auch die Lehre von der Mechanik der Bewegungen des menschlichen Stimm- und Sprachapparats nur einen kleinen Teil der folgenden Betrachtungen ausmacht, der gröſste Teil allein einer Analyse der mittelbaren Wirkungen des Bewegungsmechanismus gewidmet sein wird, so bietet doch der Umstand, daſs die Thätigkeit komplizierter Muskelapparate die unerläſsliche Bedingung aller Ton- und Lautbildung ist, eine ausreichende Veranlassung das fragliche Kapitel gerade der Bewegungslehre einzufügen.

Wir betrachten zunächst die Stimme, d. i. die Tonerzeugung auf dem eigentümlichen Blasinstrumente des menschlichen Organismus, dem Kehlkopf, ihr Wesen, ihre Bedingungen und Gesetze, und schicken der speziellen Erläuterung eine kurze Übersicht voraus. Der Kehlkopf ist ein musikalisches Instrument *sui generis*, er gehört zwar zu jener Gattung von Blasinstrumenten, welche man als Zungenwerke bezeichnet, unterscheidet sich aber durch einige Eigentümlichkeiten von allen künstlichen Instrumenten dieser Gattung. Die tönenden Apparate des Kehlkopfs sind gespannte elastische Häute, die unteren Stimmbänder, welche durch einen Muskelapparat in sehr verschiedene, genau abmeſsbare Grade der Spannung versetzt werden können; ihre tongebenden Schwingungen werden erzeugt durch den Luftstrom, welchen die Lungen bei der Exspiration durch die von den freien Rändern der Bänder eingeschlossene enge Spalte, die Stimmritze, mit verschiedener, ebenfalls willkürlich abmeſsbarer Kraft hindurchtreiben. Die Lungen entsprechen daher dem Blasebalg der Orgel, die Luftröhre, an deren Ausgang das Instrument angebracht ist, dem Windrohr, die vor dem Instrument befindliche Rachenhöhle mit ihren doppelten Ausgangswegen, der Mund- und Nasenhöhle, dem Ansatzrohr. Die Stimmbänder sind in einen aus beweglich verbundenen Knorpelplatten

---

[1] Die wichtigsten umfassenden Arbeiten über die Stimme sind folgende. Den ersten Platz nehmen die erschöpfenden klassischen Untersuchungen von J. MUELLER ein, zu denen spätere Arbeiten nur wenig Neues von Bedeutung haben hinzufügen können; dieselben sind ausführlich mitgeteilt im *Handbuch der Physiologie*. Bd. II. p. 141, und in einer Separatschrift: *Über Compensation der physischen Kräfte am menschlichen Stimmorgan*. Berlin 1839. — Vgl. auſserdem: LISKOVIUS, *Physiologie der menschl. Stimme*. Leipzig 1846. — RINNE, *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1850. p. 1. — E. HARLESS, R. WAGNERS *Hdwrtbch.* Art. *Stimme*. Bd. IV. p. 505. — MERKEL, *Anat. u. Physiol. d. menschl. Stimm- u. Sprachorgans (Anthropophonik)*. Leipzig 1857. — W. WEBER, POGGENDORFFs *Annal. d. Physik*. 1829. Bd. XVI. p. 193 u. 415, Bd. XVII. p. 193. — HELMHOLTZ, *Die Lehre von den Tonempfindungen*. 4. Aufl. Braunschweig 1877.

zusammengesetzten Stimmkasten, den Kehlkopf, eingefügt; derselbe bildet einen Hebelapparat, an dessen Gliedern eine Anzahl quergestreifter Muskeln unter solchen Verhältnissen sich ansetzen, daſs ihre Zusammenziehung durch die direkt hervorgebrachten Hebelbewegungen mittelbar die Spannung der Stimmbänder und die Form und Weite der von letzteren begrenzten Stimmritze verändert.

Eine epochemachende Verbesserung der Untersuchungsmethode des Stimmorgans am lebenden Menschen verdanken wir der Erfindung des Kehlkopfspiegels durch Garcia und seiner Einführung in die Physiologie durch Czermak.[1] Das Prinzip des Kehlkopfspiegels ist sehr einfach und leicht verständlich. Ein kleiner langgestielter Planspiegel von Glas oder Metall wird (erwärmt, um das Anlaufen zu verhüten) durch den Mund in die Rachenhöhle eingeführt und daselbst mit seiner Spiegelfläche so schräg nach unten und vorn gestellt, daſs dieselbe einerseits die Strahlen einer vor dem Mund befindlichen Lichtquelle auf den Kehlkopf hinab-, anderseits das Bild des beleuchteten Kehlkopfs in das Auge des Beobachters zurückwirft. Will man den eignen Kehlkopf beobachten, so bringt man vor sich einen zweiten Planspiegel in solcher Lage an, daſs man darin das Spiegelbild des in den Rachen eingeführten Kehlkopfspiegels, mithin auch das Kehlkopfbild erblickt. Das nähere über die Ausführung dieses Prinzips, die Beschaffenheit der Spiegel und Beleuchtungsapparate, sowie über das Beobachtungsverfahren ist, in Czermaks unten genannter Schrift zu finden.

§ 155.

Der Mechanismus des Stimmorgans. Das Stimmorgan zerfällt, wie die Einleitung lehrt, in einen wesentlichen Teil, das eigentliche tongebende Instrument, und in Hilfsapparate, die Windladen mit dem Windrohr und das Ansatzrohr. Es versteht sich von selbst, daſs eine spezielle Mechanik der Respiration hier keinen Platz finden kann; allein es ist unerläſslich, einige zur Tonbildung im Kehlkopf in wichtiger Beziehung stehende Verhältnisse der Winderzeugung durch die Lunge kurz zu besprechen.

Von den beiden entgegengesetzten Luftströmungen, welche die Lungen in regelmäſsigem Wechsel durch Vergröſserung und Verkleinerung ihres Volumens erzeugen, kommt nur die Exspirationsströmung, bei welcher die unter einen gewissen Druck versetzte Lungenluft durch die Stimmritzenöffnung nach auſsen getrieben wird, in Betracht. Wir sind zwar auch imstande, mittels des Inspirationsstroms die Stimmbänder in tönende Schwingungen zu versetzen, bedienen uns jedoch unter gewöhnlichen Verhältnissen stets nur des Exspirationsstroms zur Tonerzeugung, und werden in der Einrichtung des Instruments manchen Umstand finden,

[1] Garcia, *Philosoph. Mag.* 1855. Vol. X. p. 218; *Proceedings of the Royal Society of London* 1854—55. London 1856. Vol. VII. p. 399. — Czermak, *Wiener Stzber.* Math.-natw. Cl. 1858. Bd. XXIX. p. 557; *Der Kehlkopfspiegel.* Leipzig 1860, u. in *Gesammelte Schriften.* Leipzig 1879. Bd. I. Abth. 2. p. 472.

welcher diesen einseitigen Gebrauch des Gebläses vollkommen rechtfertigt. Damit überhaupt die Stimmbänder durch den Exspirationsstrom in tönende Vibration geraten, ist (unter Voraussetzung der nötigen Spannung der Bänder und Enge der Stimmritze) eine bestimmte Kraft, mit welcher derselbe gegen die Bänder andringt, erforderlich. Die Gröfse dieser Kraft ist von verschiedenen Umständen, insbesondere von der Höhe und der Intensität des Tons abhängig. Der einfache Exspirationsdruck beim gewöhnlichen Atmen mit passiver Exspiration reicht nicht aus, einen Ton hervorzubringen; es bedarf einer Druckwirkung der Exspirationsmuskeln auf die in den Lungen eingeschlossene Luft bei gleichzeitig durch Glottisverengerung vermehrtem Widerstand. Wie grofs der Minimaldruck sei, welcher unter den günstigsten Verhältnissen einen Ton erzeugen kann, ist nicht ermittelt; es ist ebenso schwierig, denselben direkt zu bestimmen, als ihn aus anderweitigen Daten mit einiger Sicherheit zu berechnen.

Wir haben zwar in einem früheren Kapitel (Bd. I. p. 112) die Gröfse des Drucks kennen gelernt, welchen die elastischen Kräfte des ausgedehnten Lungengewebes im Zustand der tiefsten und der gewöhnlichen Inspiration auf die in den Lungen eingeschlossene Luft auszuüben imstande sind; allein mit diesen Werten ist für die vorliegende Frage wenig anzufangen: es läfst sich daraus nicht einmal ohne weiteres berechnen, unter welchem Druck die Luft, während sie bei einer ruhigen Exspiration (ohne Mitwirkung der Exspirationsmuskeln) durch die Stimmritze ausströmt, sich befindet, da dieser Druck ja mit der Weite der Stimmritze und mit der Gröfse der Widerstände, welche auf dem Wege bis zur Stimmritze dem Luftstrom entgegenstehen, sich ändert. Harless wies auf direktem Wege nach, dafs der einfache Exspirationsdruck nicht zur Tonerzeugung ausreicht, indem er ermittelte, dafs auch bei dem leisesten Ton die in gegebener Zeit ausströmende Luftmenge beträchtlicher ist als bei einer nicht tönenden Exspiration. Aus seinen Versuchen ergab sich, dafs die tiefen Töne die geringste Druckzunahme erfordern, eine weit gröfsere die hohen Töne. Offenbar dürfen wir den Druck, welchen die Luft auf die Stimmbänder ausübt, demjenigen Druck, unter welchem ein Teil der Seitenwand der Trachea während der Exspiration steht, gleichsetzen; wir können daher die Gröfse des ersteren bei tönenden Exspirationen von verschiedener Höhe und Intensität des Tons erfahren, wenn wir den Seitendruck auf die Trachealwand durch ein eingefügtes Manometer, welches aber dem Luftstrom kein Hindernis in den Weg legen darf, bestimmen. Aus begreiflichen Gründen können zu solchen Beobachtungen nur die äufserst seltenen Fälle von Trachealwunden unter sonst günstigen Verhältnissen Gelegenheit bieten, und wirklich verdanken wir Cagniard Latour einige wenige, freilich nicht erschöpfende Bestimmungen, welche er an einem mit einer Luftröhrenfistel versehenen Menschen ausführte. Er befestigte ein Wassermanometer in der Trachea und beobachtete, dafs der Seitendruck in derselben beim Singen eines mittleren Tons einer Wassersäule von 160 mm Höhe (= 12,3 mm Quecksilber) das Gleichgewicht hielt, beim Steigen des Tons ohne Veränderung der Intensität auf 200 mm (= 15,3 mm Quecksilber) stieg, beim lauten Ausrufen eines Namens aber eine Höhe von 945 mm (= 72,6 mm Quecksilber) erreichte. Diese Zahlen können natürlich nur eine ungefähre Vorstellung von den gesuchten Gröfsen und ihrem Wechsel mit der Veränderung der Tonhöhe und Intensität geben. Am ausgeschnittenen Kehlkopf, mit Ersatz der Lungen durch ein künstliches Gebläse, sind wir zwar imstande, die Gröfse des Seitendrucks leicht zu bestimmen, haben aber aus verschiedenen Gründen kein Recht, die gefundenen Zahlen als die wahren Werte für die entsprechenden Verhältnisse im Leben zu betrachten.

Die Beziehungen zwischen dem in der Trachea herrschenden Luftdruck und der Tongebung sind nicht einfacher Natur, sondern werden dadurch kompliziert, daſs eine Steigerung des ersteren die Beschaffenheit der zweiten in doppelter Richtung beeinfluſst, einmal nämlich die Intensität des erzeugten Tons verstärkt, anderseits aber auch denselben erhöht. Wir werden unten sehen, daſs bei gegebener Spannung der Stimmbänder durch die Muskeln des Stimmkastens eine Erhöhung des Luftdrucks den ursprünglich ansprechenden Ton erhöht, während umgekehrt, wenn die Erhöhung des Luftdrucks eine einfache Verstärkung eines Tons bei gleichbleibender Höhe erzeugen soll, eine kompensierende Abspannung der Stimmbänder stattfinden muſs. Ein Ton von bestimmter Höhe und Intensität kann daher bei verschiedenen Graden des Luftdrucks zustande kommen: bei höherem Luftdruck, wenn ein Teil desselben zur Erhöhung des Tons bei schlaffen Bändern verwendet wurde, bei geringerem Druck, wenn die erforderliche Höhe des Tons durch den Spannungsgrad der Bänder allein erreicht war. Aus dem Umstande, daſs die Tonhöhe von der Windstärke abhängig ist, geht hervor, daſs wir das Aushalten eines bestimmten Tons bei gegebener Stimmbandspannung nicht einfach durch eine gleichmäſsig fortgesetzte Anstrengung der Exspirationsmuskeln bewirken können. Der Druck, unter welchem die Luft steht, nimmt, wie wir bei der Lehre von der Respiration erörtert haben, mit der Dauer der Exspiration infolge der stetigen Verringerung der elastischen Kräfte der Lungen selbst kontinuierlich ab. Es erfordert daher das Aushalten des Tons entweder eine die Abnahme der Pression der Luft kompensierende Zunahme der Stimmbandspannung oder eine im Verhältnis zur Abnahme der elastischen Kräfte der Lungen wachsende Energie der Exspirationsmuskeln. Je tiefer der Ton, je geringer also der überhaupt zur Ansprache desselben erforderliche Druck ist, desto längere Zeit hindurch können wir die Muskelenergie vermehren, ohne daſs sie ihr Maximum erreicht, oder daſs die Ermüdung eine Grenze setzt; je höher der Ton, je höher also der ursprünglich erforderte Grad von Muskelenergie ist, ein desto geringerer Spielraum bleibt für die Steigerung der letzteren übrig; bei den höchsten Tönen ist das Verhältnis am ungünstigsten, weil bei denselben die Stimmbänder sich im Maximum der Spannung befinden, demnach die Abnahme der Luftpression nicht durch Vermehrung dieser Spannung, wie bei tieferen Tönen, kompensiert werden kann. Aus diesen Thatsachen, welche bei Erörterung der Tonbildung genauer zur Sprache kommen werden, geht hervor, daſs bei dem Gebrauch der Respirationsorgane als Gebläse den Exspirationsmuskeln eine weit kompliziertere Thätigkeit zugewiesen ist als den Balkentretern an der Orgel, indem sie nicht allein überhaupt eine bestimmte Windstärke hervorzubringen, sondern dieselbe auch unter sehr variabeln Verhältnissen zu regulieren haben. MERKEL hat den Modus der Exspiration bei der

immgebung unter verschiedenen Verhältnissen genauer zu analysieren sucht und ist dadurch zur Aufstellung einer grofsen Anzahl von rten und Unterarten solcher Exspirationsmodi gelangt, von denen loch die meisten nicht genügend charakterisiert, der Mechanismus nzelner ganz falsch dargestellt ist.

Die Bedeutung der Trachea als Windrohr, insbesondere die age, ob eine Verlängerung und Verkürzung derselben von Einifs auf die Tonhöhe, und ob ein Mechanismus zu dieser Längenränderung vorhanden und in Gebrauch ist, findet später einen ssenderen Platz.

Wir wenden uns zu dem Hauptteil des menschlichen Instruents, zu dem Mechanismus des Stimmkastens, des Kehlkopfs lbst. Wir setzen natürlich eine genaue Bekanntschaft mit den atomischen Verhältnissen voraus, die wir hier nur so weit, als r Erläuterung des Mechanismus unumgänglich notwendig ist, rühren können. Der Kehlkopf kann als ein trichterförmig nach en sich erweiterndes Endstück der Luftröhre betrachtet werden; entspricht indessen weder sein Querschnitt noch sein Längsschnitt nau der Trichterform. Die vordere, aus den zwei im Winkel sammenstofsenden Platten des Schildknorpels gebildete Wand ist trächtlich höher als die hintere, von der Platte des Ringknorpels d den aufsitzenden Giefskannenknorpeln gebildete, welche nur in rem untersten Teile unmittelbar mit der vorderen Wand zusammenifst, in ihrem oberen Teile dagegen beträchtliche seitliche Lücken i läfst und einen mittleren senkrechten Spalt, den Raum zwischen n beiden Giefskannenknorpeln, zeigt. Dieselben ragen mit ihren rderen Kanten, den Stimmfortsätzen, von hinten her ziemlich it in die Höhle des knorpeligen Kehlkopfs hinein. Die Gestalt ser Höhle ist indessen durchaus nicht durch die Form des norpelgerüsts allein bestimmt, sondern hauptsächlich durch die eichteile, welche einen Teil der Höhle ausfüllen und in der tte derselben in der Richtung von vorn nach hinten einen nmalen Spalt freilassen. Von einem Punkt der Innenseite der rderen Kehlkopfwand aus, welcher so ziemlich in der Mitte der She des vorderen Längswinkels liegt, sind quer durch die Höhle ei Bänderpaare divergierend nach der hinteren Wand ausgespannt. e beiden unteren dieser Bänder setzen sich an die vorspringenden immfortsätze des rechten und linken Giefskannenknorpels, die eren weiter aufwärts an die nämlichen Knorpel fest. Die von n unteren Bändern eingefafste Längsspalte ist die eigentliche immritze, von deren wechselnder Form sogleich die Rede n wird. Da ferner der hintere Ansatzpunkt des oberen nds höher liegt, als der des unteren derselben Seite, so grenzen auch die Bänder einer und derselben Seite einen rtikal gestellten, ebenfalls nach hinten sich verbreiternden palt. Die beschriebenen Bänder, die oberen und unteren

Stimmbänder, sind jedoch nicht frei durch die Kehlkopfhöhle gespannt, sondern bilden jederseits die inneren freien Kanten zweier von rechts nach links her in die Kehlkopfhöhle hineinragender Schleimhautfalten. Durchschneiden wir den Kehlkopf in einer von rechts nach links gerichteten Vertikalebene, etwa in der Mitte zwischen vorderer und hinterer Wand, so erhalten wir die in der Figur 191 gezeichnete Durchschnittsform des für die Luft frei gebliebenen Hohlraums *A* des Kehlkopfs. *a* und *b* sind die durchschnittenen, teilweise mit Muskelfasern ausgefüllten Schleimhautduplikaturen, welche von rechts und links her gegen die Mitte einspringen, *ef* die Durchschnitte der beiden von den unteren Stimmbändern gebildeten freien Kanten, *cd* die Durchschnitte der oberen Stimmbandkanten. Zwischen dem oberen und unteren Stimmband jeder Seite bilden die Schleimhautfalten eine Einbuchtung, der Luftraum daher eine taschenförmige Ausbuchtung, den sogenannten Morgagnischen Ventrikel, welchen *g* und *h* im Durchschnitt darstellen. Es lehrt demnach die Figur, daſs der Weg für den Exspirationsstrom in der vertikalen Querebene am Ende der Trachea sich beträchtlich verjüngt, oberhalb der unteren Stimmbänder, welche den engsten Teil begrenzen, wieder etwas erweitert wird, um durch die vorspringenden oberen Stimmbänder von neuem, jedoch unter den meisten physiologischen Verhältnissen weniger als durch die unteren, verengt zu werden, und endlich kegelförmig erweitert in den Raum der Rachenhöhle übergeht. Dieser obere trichterförmige Ausgang kann durch eine Klappe, die an der vorderen Kehlkopfwand angeheftete, nach hinten niederschlagbare Epiglottis gedeckt werden. Nach Czermaks Untersuchungen mit dem Kehlkopfspiegel ist diese Klappe während des ruhigen Atmens und auch während der Tongebung mehr oder weniger über die Glottis herabgeneigt, so daſs man bei der Betrachtung von oben (durch den Spiegel) nur den hintersten Teil der Stimmritze und Stimmbänder mehr oder weniger weit überblickt, während der vordere selbst bei möglichst aufgerichteter Epiglottis noch von einem besonderen konischen Schleimhautwulst, welcher von deren Hinterfläche dicht über der Insertionsstelle vorspringt, verdeckt wird.

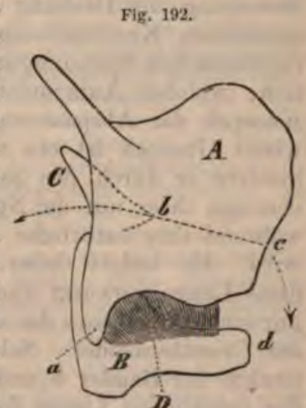
Fig. 191.



Das Gehäuse des Stimmkastens besteht aus einer Anzahl durch Gelenke miteinander verbundener, in bestimmten Richtungen durch besondere Muskeln gegeneinander beweglicher Knorpel. Das Resultat der verschiedenen Thätigkeitsweisen dieses Mechanismus ist, so weit es zur Stimmbildung in Beziehung steht, im wesentlichen ein zweifaches: einmal eine Vermehrung oder Verminderung der Spannung der tongebenden unteren Stimmbänder durch Entfernung oder Näherung ihrer Ansatzpunkte, zweitens eine Veränderung

der **Form, Weite** und **Lage** des von ihnen begrenzten Spalts, der **Stimmritze**. Außerdem ist hinzuzufügen, daſs der Mechanismus als Ganzes durch Muskelwirkung auf- und niedergehoben werden kann. Diese Leistungen werden durch folgende Einrichtungen des Kehlkopfs vermittelt. Die wichtigste derselben, die An- und Abspannung der Stimmbänder, beruht auf einer Bewegung des Ring- und des Schildknorpels gegeneinander in dem Gelenk, welches die unteren Hörner des letzteren zu beiden Seiten mit dem Ringknorpel verbindet. Beifolgende Figur dient zur Veranschaulichung; sie stellt eine Seitenansicht des Kehlkopfs mit dem Schildknorpel *A*, dem Ringknorpel *B* und dem nur mit seinem Horn hervorragenden rechten Gieſskannenknorpel *C* dar; der Vokalfortsatz des letzteren mit dem von ihm aus zur Vorderwand gespannten unteren Stimmband ist durch punktierte Linien angedeutet. Sollen die unteren Stimmbänder gespannt werden, so kommt es darauf an, den Abstand *bc* zu vergröſsern; dies geschieht, indem sich der Schildknorpel um eine durch *a* gehende horizontale Querachse bei fixiertem Ringknorpel nach vorn dreht, so daſs *c* den durch den Pfeil angedeuteten Bogen nach vorn beschreibt, oder indem bei fixiertem Schildknorpel der Ringknorpel mit den unverrückt festgehaltenen Gieſsknorpeln die entgegengesetzte Drehung um dieselbe Querachse ausführt, so daſs die hinteren Ansatzpunkte der Bänder (*b*) mit den Vokalfortsätzen den ebenfalls angedeuteten Bogen nach rückwärts beschreiben, während der vorderste Punkt *d* des vom Ringknorpel gebildeten Winkelhebels sich dem unteren Rand des Schildknorpels nähert.

Fig. 192.



Das Gelenk zwischen Ringknorpel und unterem Horn des Schildknorpels jeder Seite ist ein einfaches Drehgelenk mit gerade nach auſsen sehenden Konkavitäten am Ringknorpel, in welche die schwachen Konvexitäten des Horns passen; die Achse des Gelenks geht gerade horizontal von rechts nach links, die Verlängerungen der Achsen beider Seiten bilden eine gerade Linie. In diesem Gelenk erfolgt demnach eine einfache Drehung der beiden Knorpel gegeneinander in einer vertikalen, gerade von vorn nach hinten gerichteten Ebene. Harless leugnet, daſs die Bewegung um eine durch die kleinen Hörner verlaufende feststehende Achse stattfinde, weil er sich durch Messungen überzeugt zu haben glaubt, daſs bei einer Drehung des Schildknorpels nach vorwärts oder rückwärts auch das kleine Horn sich vor- und rückwärts verschiebe. Henle behauptet, daſs das Ringknorpelhorn in der schlaffen Kapsel auch auf- und abwärts gleiten könne. Aber wenn auch kleine

Verschiebungen der Gelenkflächen aneinander in diesem Sinne stattfinden sollten, so sind dieselben im Verhältnis zur Scharnierbewegung jedenfalls äufserst gering anzuschlagen und daher ohne Fehler zu vernachlässigen. Der Muskel, welcher die Drehung der beiden Knorpel gegeneinander ausführt, ist bekanntlich der *m. cricothyreoideus*, dessen Lage und Faserrichtung durch die Schraffierung *D* angedeutet ist. Es zeigt sich, dafs die vordersten vom Drehpunkt entferntesten Fasern sehr steil, ziemlich senkrecht verlaufen, die hinteren dagegen an das kleine Horn sich ansetzenden allmählich divergierend mehr und mehr der horizontalen Richtung sich nähern. Diese Richtungsverschiedenheiten erklären sich sehr einfach aus den Hebelverhältnissen, wenn wir die Bewegung als Drehung um *a* auffassen. Wenn demnach die verschiedenen Kontraktionsgrade der beiderseitigen Cricothyreoidei die verschiedenen Spannungsgrade der Bänder *bc* hervorbringen, so fragt sich, welcher Antagonist durch die entgegengesetzte Drehung der Knorpel die Abspannung der Bänder hervorbringt. Innerhalb gewisser Grenzen ist ein solcher Antagonist vollkommen entbehrlich, insofern er durch die gespannten elastischen Bänder selbst, welche vermöge ihrer mit der Spannung wachsenden elastischen Kräfte fortwährend ihre natürliche Länge wieder herzustellen streben, ersetzt wird. Es bedarf daher, wenn die ausgedehnten Bänder bis auf diese Länge verkürzt und dadurch zugleich erschlafft werden sollen, nur eines Nachlasses der spannenden Wirkung, also einer Erschlaffung der Cricothyreoidei. Soll indessen der Abstand der beiden Endpunkte der Bänder *b* und *c* noch kleiner gemacht werden, als er bei der natürlichen Länge der Bänder und der natürlichen Stellung der Knorpel in der Ruhe ist, so mufs dazu die Thätigkeit von Muskeln in Anspruch genommen werden, und zwar geschieht diese Annäherung von *b* und *c* durch den *musculus thyreoarytaenoideus*, welcher jederseits quer durch den inneren Kehlkopfraum von vorn nach hinten innerhalb jener Schleimhautfalte, deren freie Ränder die Stimmbänder bilden, nach hinten mit letzteren etwas konvergierend verläuft. Er entspringt bekanntlich von der inneren Wand des Schildknorpels unweit des Winkels der beiden Platten in einer der vorderen Kehlkopfskante parallelen Linie und setzt sich an den unteren Teil der Aufsenseite des Giefskannenknorpels seiner Seite fest. Die Wirkung dieses Muskels kann, jenachdem der vordere oder hintere Ansatzpunkt als *punctum fixum* betrachtet wird, verschieden gedeutet werden. Ist der Schildknorpel fixiert, so strebt der Muskel die Giefskannenknorpel nach vorn zu ziehen; da er sich aber unter einem sehr beträchtlichen Winkel mit der Beugungsebene derselben ansetzt, aufserdem auch noch durch antagonistische Thätigkeit der Cricoarytänoidei die Fixierung der Giefskannenknorpel auf dem Ringknorpel hergestellt wird, so folgt der letztere mit ersteren dem Zuge der Thyreoarytänoidei, indem er

sich in seiner Gelenkverbindung mit dem Schildknorpel nach vorn dreht. Denken wir uns umgekehrt den Ringknorpel und mit ihm die Gieſskannenknorpel fixiert, so dreht der Muskel die Vorderwand des Schildknorpels in ebendemselben Gelenk nach hinten. In beiden Fällen ist eine gegenseitige Näherung der Punkte *b* und *c* obiger Figur, mithin eine Verkürzung der Stimmbänder das notwendige Resultat.

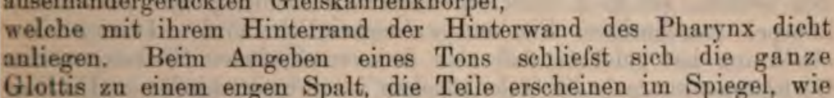
Über die Mechanik der Kehlkopfmuskeln im allgemeinen und so auch über die Wirkungen des in Rede stehenden Thyreoarytänoideus sind viele widersprechende Meinungen aufgestellt worden. Wir werden unten sehen, daſs noch sehr wesentliche physikalische Fragen, die tönenden Schwingungen der Stimmbänder betreffend, streitig sind; dahin gehört auch die Frage, wie weit die nach auſsen von dem freien Rande (dem eigentlichen Stimmbande) befindlichen Teile der Schleimhautfalte, der sogenannte Stimmbandkörper, an den tönenden Schwingungen sich beteiligt. Ist diese Beteiligung eine wesentliche, so ist leicht einzusehen, daſs ein innerhalb der Falte verlaufender Muskel durch seine Zustände wesentlichen Einfluſs auf die Schwingungsverhältnisse ausüben muſs. Harless ist besonders bemüht gewesen, diesen Einfluſs festzustellen und näher zu detaillieren. Nach ihm bewirkt eine Drehung des Schildknorpels gegen den Ringknorpel in der oben beschriebenen Weise nur eine Spannung des Stimmbandrandes, während der Stimmbandkörper dabei erschlafft bleiben soll; eine Spannung des letzteren soll nur durch gleichzeitige Kontraktion des Thyreoarytänoideus zustande kommen. Es versteht sich von selbst, daſs diese Kontraktion von der Energie seiner Antagonisten, der Cricothyreoidei, überboten werden muſs, da sie ja sonst eine Abspannung der Stimmbandränder durch Näherung ihrer Endpunkte herbeiführen würde. Eine gleichzeitige möglichste Kürze und Schlaffheit der Stimmbandränder und Stimmbandkörper läſst Harless bei schlaffem Thyreoarytänoideus durch den *cricoarytänoideus lateralis* bewerkstelligt werden. Noch weitergehend ist die Ansicht, welche Henle ausgesprochen hat. Auch Henle betrachtet den fraglichen Muskel als Bestandteil des tongebenden Stimmbandkörpers; die Kontraktion seiner bogenförmigen Fasern soll nicht allein den konkaven Rand der Stimmfalte gerade strecken und dadurch die zur Tongebung notwendige Umwandlung der rautenförmigen Stimmritze in einen linearen Spalt bewirken, sondern auch dem Stimmband eine mit ihrem Grade wachsende Spannung erteilen. Henle läſst durch die Cricothyreoidei nur die Knorpel fixieren, die zur Erzielung verschiedener Tonhöhen nötige feinabgestufte Bandspannung dagegen ausschlieſslich durch die Thyreoarytänoidei vermittelt werden, im strengen Gegensatz zu der früher allgemein gültigen Lehre, nach welcher sie als Antagonisten der Cricothyreoidei für Abspanner der Stimmbänder galten. Auch Merkel betrachtet sie als Stimmbandspanner; er unterscheidet eine aktive und eine passive Spannung der Stimmbänder und trennt letztere in einen elastischen und einen muskulösen Teil. Durch Kontraktion der Thyreoarytänoidei wird nach ihm bei Verkürzung der Glottis der elastische Teil des Bands erschlafft, der muskulöse gespannt, während umgekehrt bei der passiven Spannung durch die Cricothyreoidei der elastische Teil gespannt wird, der muskulöse erschlafft bleibt. Bei gleichzeitiger hochgradiger aktiver und passiver Spannung soll der Stimmbandkörper so hart werden, daſs er für den Windstrom nicht mehr bewegbar ist. Die vielfach verteidigte Ansicht, daſs die Kontraktion der in Rede stehenden Muskeln einen Druck auf die Seitenteile der Stimmbänder ausübe, durch welchen der Eigenton der letzteren erhöht würde, hat ebenfalls gewichtige Gründe gegen sich, mag man annehmen, daſs sie dabei nach Art der Stopfen bei den künstlichen Zungenpfeifen durch Verengerung des Luftraums unter den Zungen, oder durch Verkleinerung des Querschnitts der schwingenden Teile wirken, worauf wir unten zurückkommen. Am unbegründetsten erscheint die ebenfalls wiederholt

aufgetauchte Ansicht, daſs die eigentlichen Stimmbänder, also die freien Ränder der Falten, sich wie Sehnen zu den Fasern der Thyreoarytänoidei verhalten, so daſs eine Kontraktion der letzteren einmal durch Vergröſserung der Breite der Bänder auf Kosten ihrer Länge, zweitens durch Veränderung ihrer Elastizitätskoeffizienten auf die Tonbildung einen wichtigen Einfluſs ausübe. Muskelfasern und elastische Fasern der Bänder laufen parallel, gehen aber keineswegs ineinander über. Der freie Stimmbandrand verhält sich, wie Harless richtig bemerkt, viel eher wie eine verbreiterte Fascie als wie eine Sehne des Muskels. Kurz es sind nicht einmal die nächsten mechanischen Wirkungen der Kontraktion des Thyreoarytänoideus, viel weniger die mittelbaren zur Tonbildung in Beziehung stehenden Effekte desselben über allen Zweifel aufgeklärt.

Noch komplizierter als der eben erörterte Teil des Kehlkopfmechanismus ist ein zweiter, der Mechanismus der Gieſskannenknorpel. Es liegt zutage, daſs die wesentlichen Folgen der Stellungsveränderungen der Gieſsbecken Gestaltsveränderungen der von den tönenden Zungen begrenzten Spalte, der Stimmritze, sind. Man kann folgende mögliche Grundmodifikationen der Stimmritzenform unterscheiden. Entweder bildet die Stimmritze ein gleichschenkeliges Dreieck, dessen Spitze der Vereinigungspunkt der Stimmbänder an der inneren Schildknorpelfläche, dessen Basis die Innenfläche des Ringknorpels zwischen den weit auseinander gewichenen Gieſskannenknorpeln darstellt. Oder die Stimmritze bildet eine lineare Spalte von ihrem vordersten bis zum hintersten Punkt, in ihrem vordersten Teil begrenzt durch die parallelen Stimmbandränder, hinten durch die aneinander gerückten Innenflächen der Gieſskannenknorpel. Oder die Stimmritze hat eine rautenförmige Gestalt, indem die Ränder der Stimmfalten von ihrem vorderen Vereinigungspunkte bis zu ihren Ansatzpunkten an den Vokalfortsätzen der Gieſskannen nach hinten divergieren, die Innenränder der Gieſskannenknorpel selbst aber von letzteren Punkten aus nach hinten konvergieren und sich schlieſslich mit ihren hintersten Enden berühren. Als vierte Grundform ist diejenige zu bezeichnen, bei welcher der vordere Teil der Spalte, soweit er von den Stimmbandrändern begrenzt wird, linear ist, der hintere von den Innenflächen der Gieſskannenknorpel begrenzte Teil dagegen für sich ein Dreieck darstellt, dessen Spitze der Berührungspunkt der beiden Vokalfortsätze, dessen Basis die Ringknorpelwand zwischen den auseinander gewichenen hinteren Enden der Gieſskannenknorpel bildet. Da nur der vordere Teil der Glottis, so weit er von den Stimmbändern selbst begrenzt ist, für die Tonbildung direkt in Betracht kommt, der hintere zwischen den Gieſsbecken liegende dagegen zunächst nur als Ausweg für den Luftstrom dienen kann, so hat man diesen beiden Abschnitten der Glottis besondere Namen gegeben, indem man den ersteren als Stimmritze im engeren Sinne des Worts von letzterem als Atmungsritze unterscheidet. Man hat jedoch früher an diese Namen insofern unrichtige Vorstellungen geknüpft, als man gemeint hat, es werde beim ruhigen

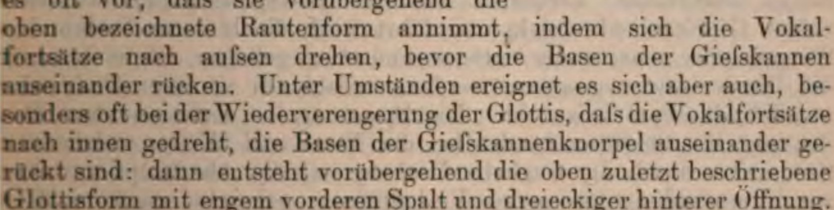
Atmen ohne Stimmgebung wirklich die Luft nur durch den hinteren Teil der Glottis aus- und einbewegt, die Glottis nehme also dabei die zuletzt beschriebene Form wirklich an. Dies ist, wie GARCIA und CZERMAK mit Hilfe des Kehlkopfspiegels dargethan haben, durchaus nicht der Fall, im Gegenteil steht die ganze Glottis während des ruhigen Atmens überraschend weit in ihrer ganzen Länge offen, so weit, daſs man bequem mit einem Finger eindringen könnte, und daſs man mittels des Spiegels einen groſsen Teil der vorderen Trachealwand übersieht, unter Umständen sogar bis zur Teilungsstelle der Bronchen.

Fig. 193.



Beistehende Fig. 193 stellt nach CZERMAK die Ansicht der betreffenden Teile im Spiegel beim ruhigen Atmen dar. *E* ist der Rand der (durch Aussprechen von *a*, *e* oder *i* etwas gehobenen) Epiglottis, *SS* die beiden unteren Stimmbänder, *GG* die SANTORINIschen Knötchen der mit ihren Basen weit auseinandergerückten Gieſskannenknorpel, welche mit ihrem Hinterrand der Hinterwand des Pharynx dicht anliegen. Beim Angeben eines Tons schlieſst sich die ganze Glottis zu einem engen Spalt, die Teile erscheinen im Spiegel, wie in Fig. 194.

Fig. 194.



Die beiden SANTORINIschen Knorpel berühren einander, die oberen Stimmbänder *OO* erscheinen in einiger Entfernung zu beiden Seiten des von den unteren begrenzten Glottisspalts, das vordere Ende des letzteren ist durch die beschriebene vorspringende Wulstung der Epiglottis verdeckt. Öffnet man nach der Tongebung die Glottis wieder, so kommt es oft vor, daſs sie vorübergehend die oben bezeichnete Rautenform annimmt, indem sich die Vokalfortsätze nach auſsen drehen, bevor die Basen der Gieſskannen auseinander rücken. Unter Umständen ereignet es sich aber auch, besonders oft bei der Wiederverengerung der Glottis, daſs die Vokalfortsätze nach innen gedreht, die Basen der Gieſskannenknorpel auseinander gerückt sind: dann entsteht vorübergehend die oben zuletzt beschriebene Glottisform mit engem vorderen Spalt und dreieckiger hinterer Öffnung.

Es fragt sich nun, wie die beschriebenen Grundformen der Glottis hergestellt werden, durch welche Bewegungen der Gieſskannenknorpel und durch welche Muskelaktion. Die möglichen Bewegungen der Gieſskannenknorpel und ihr Umfang müssen sich aus einer genauen Analyse ihrer Gelenkverbindung mit dem Ringknorpel eben so sicher ableiten lassen, als die Bewegungen des Oberschenkels aus der Analyse des Hüftgelenks; die Aufgabe ist indessen durch die Kleinheit der Gelenkflächen wesentlich erschwert. Auf dem

oberen Rande der Ringknorpelplatte befindet sich zu jeder Seite zwischen dem hinteren höchsten Gipfel und der Stelle, an welcher die Platte ziemlich steil nach vorn abfällt, eine längliche Gelenkfläche, welche gegen den Horizont etwa 45—50° geneigt ist, und infolge der Rundung der hinteren Ringknorpelwand mit ihrem langen Durchmesser nicht gerade von rechts nach links, sondern schräg von hinten und innen nach aufsen und vorn gerichtet ist. Ein in dieser Richtung geführter senkrechter Durchschnitt zeigt, dafs die Fläche nicht eben ist, sondern an ihrem äufseren Ende eine geringe Einbiegung erleidet. In der hierauf senkrechten Richtung ist die Fläche mäfsig gewölbt, an ihrem äufseren Ende etwas breiter als an dem inneren. Die Gelenkfläche gleicht daher im allgemeinen einem Sattel. Auf diesem Sattel reitet der Giefskannenknorpel mit einer Fläche, welche nicht durchweg ein genauer Abdruck des Sattels am Ringknorpel und mit demselben durch eine ziemlich lockere, nur in gewissen Richtungen straffere Kapsel verbunden ist, so dafs der Giefskannenknorpel eine vielseitigere und umfangreichere Beweglichkeit besitzt, als nach einer einseitigen Betrachtung der dem Ringknorpel angehörigen Flächen wahrscheinlich wird. Direkte Beobachtung hat gelehrt, dafs sich bei verschiedenen Stellungen des Giefskannenknorpels die Gelenkflächen in sehr verschiedenem Umfang berühren, bald in einer gröfseren Fläche, bald in einer Linie, bald gar nur in wenigen Punkten. Anstatt uns auf die schwierige Beschreibung der Giefskannengelenkfläche einzulassen, wollen wir kurz die in dem Gelenk möglichen Bewegungsarten selbst erörtern. Die wichtigste Bewegung scheint die Scharnierbewegung zu sein, bei welcher sich der Giefskannenknorpel um eine dem Längsdurchmesser der Gelenkfläche parallele Achse dreht; der oben beschriebenen Richtung dieser Fläche zufolge müssen bei dieser Drehung (nach rückwärts) die *processus vocales* einen Bogen nach oben, aufsen und hinten beschreiben, demnach, wenn die Bewegung gleichzeitig von beiden Giefskannenknorpeln ausgeführt wird, die hinteren Enden der Stimmbänder voneinander entfernt und etwas gehoben, zugleich auch die Bänder etwas gespannt werden, sobald ihr vorderer Endpunkt am Schildknorpel fixiert ist. Die Spannung ist indessen ohne Bedeutung, da die Stimmbänder bei der Form und Weite, welche die Stimmritze durch die fragliche Drehung erhält, überhaupt aus den zur Stimmbildung geeigneten Verhältnissen gebracht werden. Die Muskeln, welche diese Bewegung der Giefskannenknorpel ausführen, sind unstreitig die *cricoarytaenoidei postici*; zieht man an denselben in der Richtung ihrer Fasern, so dreht sich der Giefskannenknorpel unfehlbar um die genannte Achse. Es fragt sich, welcher Antagonist den Knorpel um dieselbe Achse nach innen und vorn dreht. Teilweise ist ein solcher durch die Elastizität der Stimmbänder, die ja durch die Auswärtsdrehung etwas gespannt werden, erspart; teilweise, und wo die Elastizität nicht in Wirksamkeit treten kann,

rd ein solcher wohl durch den Thyreoarytänoideus repräsentiert, ssen Fasern zwar nicht in der Drehungsebene verlaufen, aber doch inen rechten Winkel mit derselben bilden, und vielleicht bei der glichen Wirkung durch eine gleichzeitige Thätigkeit der *cricoa-taenoidei laterales* unterstützt werden. Die Hauptwirkung der zteren besteht indessen jedenfalls darin, daſs sie die Gieſskannen-orpel um eine Achse drehen, welche diejenige der oben be-ıriebenen Beugebewegung senkrecht schneidet und von der sis des Gieſskannenknorpels nach dessen oberster Spitze ver-ıft. Bei dieser Drehung, welche durch die Schlaffheit der Kapsel-nder und die Form der Gieſskannengelenkfläche möglich gemacht rd, wendet sich der Vokalfortsatz nach innen und etwas nach oben, r hinterste Punkt des Innenrands des Knorpels dagegen nach ſsen und etwas nach unten, so daſs das Resultat der auf beiden iten ausgeführten Drehung die Schlieſsung der eigentlichen immritze zur engen Spalte durch Näherung der Spitzen der ›kalfortsätze und die Eröffnung der dreieckigen Atemöffnung . Die Verengerung oder gänzliche Schlieſsung der Atmungsritze rd durch eine Thätigkeit der eigentlichen Gieſskannenknorpel-ıskeln, des *arytaenoideus transversus* und *obliquus*, zustande ge-ıcht. Kontrahieren sich diese Muskeln, so streben sie die einander gekehrten Innenflächen der beiden Gieſskannenknorpel zu nähern. ıs Gelenk gestattet in dieser Richtung keine Scharnierbewegung ı eine feststehende Achse, welche in querer Richtung senkrecht r oben beschriebenen Beugungsachse durch den Gelenkwulst s Ringknorpels ginge; die Näherung der Gieſskannenknorpel mmt dadurch zustande, daſs die Gelenkflächen derselben eine recke weit auf den Ringknorpelflächen in der Richtung der Längs-hse verschoben werden; die Verschiebung ist nicht ein Rollen e bei den Oberschenkelkondylen, sondern ein einfaches Schleifen, lchem durch Anspannung der Kapselmembran eine bestimmte enze gesetzt wird. Nach Harless beträgt die Gröſse der Ver-hiebung 3 mm. Daſs zum vollständigen Verschluſs der Gesamt-mmritze auch die Kontraktion der Thyreoarytänoidei, welche rch Geradestreckung ihrer bogenförmig verlaufenden Fasern eine radestreckung der konkaven Stimmbandränder bewirken, erforderlich , haben wir bereits erwähnt.

Da keine der erörterten Bewegungen der Gieſskannenknorpel nau in der Ebene, in welcher die Stimmbänder liegen, vor sich geht, verändern diese Bewegungen mehr oder weniger auch die Neigung r Stimmbandebene gegen das Windrohr. Besonders ist dies r Fall bei der Drehung der Gieſskannen um die Längsachse s Gelenks, wobei der Vokalfortsatz beträchtlich nach oben d beziehentlich nach unten geführt wird. Inwieweit die Verän-rung dieser Neigung von Einfluſs auf die Tonbildung ist, haben r hier nicht zu prüfen. Harless hat viel Mühe auf die

Bestimmung der Neigung bei verschiedenen Individuen und bei verschiedenen Stellungen der Kehlkopfknorpel verwendet, vielleicht verschwendet; es fand sich, daſs schon bei verschiedenen Individuen sehr beträchtliche Differenzen vorkommen, und zwar, daſs im allgemeinen bei Männern die Stimmbandebene mehr als bei Frauen gegen den Horizont geneigt ist. Endlich ist noch zu erwähnen, daſs mit den Bewegungen der Gieſskannenknorpel notwendig auch Form- und Weiteveränderungen der MORGAGNIschen Ventrikel verbunden sind, die wir indessen ebensowenig als die Veränderungen der Länge und Spannung der oberen Stimmbänder näher zu bestimmen brauchen, da ihre Bedeutung für die Stimmbildung so gut wie gänzlich unbekannt ist.

So viel von den Bewegungen der einzelnen Glieder des Stimmkastens gegeneinander; wir haben noch kurz der Bewegungen des ganzen Kehlkopfs zu gedenken, obwohl auch diesen höchst wahrscheinlich nicht diejenige Wichtigkeit für die Stimmbildung, welche man ihnen früher beigelegt hat, zukommt. Thatsache ist, daſs der Kehlkopf, wenn wir während des Singens die Tonhöhe allmählich wachsen lassen, in die Höhe gehoben wird, wenn wir dagegen allmählich zu tieferen Tönen herabgehen, heruntersteigt. Man kann sich von diesem Erheben und Senken jeden Augenblick am Lebenden durch Gesicht und Gefühl überzeugen. Der Mechanismus dieser Bewegungen ist äuſserst einfach. Gehoben wird der Kehlkopf entweder nur gegen das fixierte Zungenbein durch die *musculi hyothyreoidei*, oder mittelbar mit dem Zungenbein gegen den Unterkiefer durch die Hebemuskeln des ersteren, insbesondere die Digastrici. Herabgezogen wird er durch die Sternothyreoidei, vielleicht auch mittelbar durch die Herabzieher des Zungenbeins, die Sterno- und Omohyoidei. Die Wirkung der Heber des Kehlkopfs kann unterstützt und vergröſsert werden durch Hebung und Rückwärtsbeugung des ganzen Kopfs, die der Senker durch Herabdrücken des Kopfs nach vorn, Manöver, die man an Natursängern beim Erzwingen hoher und tiefer Töne häufig beobachten kann. Um die Beziehungen dieser Bewegungen des ganzen Kehlkopfs zur Tonbildung beurteilen zu können, ist es von Wichtigkeit zu untersuchen, wie weit mit der Hebung des Kehlkopfs eine Verlängerung und Ausdehnung der als Windrohr dienenden Luftröhre, und umgekehrt mit der Senkung eine Verkürzung und Erschlaffung derselben verbunden ist. Beiden Veränderungen, sowohl der Länge als auch der Spannung, hat man groſse Bedeutung zugeschrieben, wahrscheinlich nur der letzteren mit Recht. Es genügt hier anzugeben, daſs der unterste Punkt der Luftröhre so weit fixiert ist, daſs mit der Hebung des Kehlkopfs wirklich eine nicht unbeträchtliche Verlängerung und Dehnung der Trachea verbunden ist. Die Behauptung von LISKOVIUS, daſs der Kehlkopf nicht durch die obengenannten Muskeln in die Höhe und herabgezogen, sondern durch

Hebung und Senkung des Zwerchfells auf- und abgeschoben
de, ist jedenfalls nicht auf den Stellungswechsel des Kehlkopfs
n Singen von Tönen verschiedener Höhe anwendbar, da auch
unveränderter Haltung des Zwerchfells Vertiefung der Töne mit
kung, Erhöhung derselben mit Erhebung des Kehlkopfs ver-
pft ist.

Die Bewegungen der **Epiglottis** werden teils mittelbar durch
Bewegungen der Zungenwurzel in Verbindung mit Lagever-
erungen des ganzen Kehlkopfs, wie das Herabdrücken beim
lucken, zustande gebracht, teils kann dieselbe durch eigne
wache Muskelbündel, die Aryepiglottici, gegen die Stimmritze
abgezogen werden. Inwiefern diese Bewegungen auf die musika-
hen Leistungen des Stimmorgans von Einfluſs sind, ist unklar.

§ 156.

Akustik der Zungenwerke.[1] Der Kehlkopf gehört zu den
nannten **Zungenwerken**, einer Klasse von musikalischen In-
menten, welche im allgemeinen dadurch charakterisiert sind,
ein aus irgend welcher kohärenten Masse hergestelltes, sei es
lge seiner natürlichen Kohäsionsverhältnisse starres oder durch
nnung starr gemachtes Plättchen, eine **Zunge**, durch einen Luft-
m in Schwingungen versetzt, einen Ton erzeugt. Wir müssen
r die genauesten physikalischen Vorkenntnisse über die verschie-
en Arten der Tonerzeugung, die Verhältnisse der Schallleitung
Resonanz u. s. w. voraussetzen, können aber, um in das Ver-
dnis des menschlichen Kehlkopfinstruments einzuführen, eine
ze Darstellung der wichtigsten physikalischen Lehren über die
genwerke nicht umgehen. Das einfachste Zungenwerk ist die
ndharmonika. Die Zunge derselben besteht aus einem dünnen
allplättchen, welches, mit nur einem Ende innerhalb des spalt-
nigen Schlitzes des Mundstücks befestigt, durch einen gegen seine
che geblasenen Luftstrom in Schwingungen versetzt wird. Das
thmische Spiel der Zunge kommt durch die rhythmischen
wankungen des Luftdrucks zustande, welche ihrerseits wiederum
urch erzeugt werden, daſs die Widerstände der Strombahn, welche
eingeblasene Luft einzuschlagen hat, periodischen Schwankungen
erworfen, und zwar am gröſsten sind, wenn die in ihrer Ruhe-
befindliche Zunge den Eingangsspalt des Instruments fast ganz
füllt, am kleinsten, wenn die nach einwärts getriebene Zunge
nachdrängenden Luft eine breitere Passage gewährt. Zuweilen
ngt es übrigens auch, eine freie nicht gerade in einen schmalen
lt eingefügte Zunge in tönende Schwingungen zu versetzen,
n man durch ein feines Röhrchen senkrecht gegen den Rand

[1] Vgl. die im § 154 angeführte Litteratur, ferner FECHNERs *Repert. d. Experimental-Physik.*
zig 1832. Bd. I. p. 314. — BINDSEIL, *Akustik.* Potsdam 1839. p. 453.

des irgendwie an seinem einem Ende eingeklemmten Metallplättchens bläst. Der Ton ist in beiden Fällen derselbe wie derjenige, welchen man durch Anstofsen der Zunge erhält, nur dafs letzterer verhältnismäfsig schwach und von andrem Klang als der durch Anblasen erzeugte ist, ein Umstand, auf welchen bei der Theorie der Zungentöne viel Wert gelegt worden ist. Die Höhe des durch Anblasen einer solchen Zunge erzeugten Tons hängt von denselben bekannten Gesetzen ab, wie die eines durch Anstofs erzeugten Tons; die Schwingungszahlen zweier Zungen verhalten sich umgekehrt wie die Quadrate ihrer Längen. Die Höhe des Tons einer solchen Zunge ändert sich nicht (oder wenig) mit der Stärke des Luftstroms, wohl aber nach bestimmten Gesetzen in ziemlich weitem Umfang, wenn die schwingende Zunge mit Ansatzröhren von verschiedener Länge versehen wird. Die unter dem Namen Hoboe, Klarinette, Fagott bekannten Blasinstrumente bestehen aus einem Mundstück mit einer festen Zunge und einer Ansatzröhre, deren Luftsäule durch Eröffnung von Löchern, die sich in verschiedener Entfernung vom Mundstück befinden, verlängert und verkürzt werden kann. Ein solches Instrument, eine Zungenpfeife, besteht gewissermafsen aus zweien, dem Mundstück, welches einen von der Länge der Zunge abhängigen Ton erzeugt, und der eine Pfeife darstellenden Ansatzröhre, deren Luftsäule, wenn sie durch Anblasen in stehende Schwingungen versetzt ist, einen von ihrer Länge abhängigen Ton hervorbringt. Sind beide Instrumente verbunden, so dafs der Luftstrom, wenn er die Zunge in Schwingungen versetzt hat, die Luftsäule der Ansatzröhre trifft, und sind die Töne, die jedes von beiden gibt, verschieden voneinander, so tritt das ein, was man als Akkommodation bezeichnet. Die Schwingungen der Zunge und der Luftsäule wirken in der Weise aufeinander ein, dafs statt zweier Töne immer nur ein einfacher, welcher aber weder konstant der Eigenton der Zunge, noch konstant der Eigenton der Luftsäule ist, gehört wird. Die Gesetze, nach welchen eine Ansatzröhre den Ton einer festen Zunge verändert, sind durch die klassischen Untersuchungen von W. Weber klar gelegt worden. Die wichtigsten unter ihnen, insofern sie ein Interesse den Regeln gegenüber gewähren, welche für membranöse, durch Spannung elastische Zungen Geltung besitzen, lauten nach der von J. Mueller gegebenen Zusammenstellung folgendermafsen. 1. Die Verbindung einer Röhre mit einem Mundstück kann den Ton des Mundstücks vertiefen, nicht erhöhen. 2. Diese durch Verlängerung der Röhre erzeugte Vertiefung beträgt im maximum nur eine Oktave. 3. Bei weiterer Verlängerung springt der Ton wieder auf den ursprünglichen Grundton des Mundstücks zurück, und dieser läfst sich durch fortgesetzte Verlängerung wieder um ein gewisses vertiefen. 4. Die Länge der Ansatzröhre, welche nötig ist, um eine gewisse Vertiefung zu erzielen, hängt jedesmal von dem Verhältnis der Schwingungszahlen der Zunge für

sich und der Luftsäule für sich ab. 5. Es vertieft sich der Ton der Zungenpfeife mit der Verlängerung der Ansatzröhre, bis deren Luftsäule so lang geworden ist, dafs sie für sich allein denselben Ton geben würde wie das Mundstück allein. Bei weiterer Verlängerung springt der Ton auf den Grundton des Mundstücks zurück; von da an kann er wieder durch Verlängerung der Röhre um eine Quarte vertieft werden, bis die Röhre doppelt so lang als eine Luftsäule ist, die den gleichen Ton, wie das Mundstück, geben würde. Hiernach springt der Ton abermals zum Grundton zurück, um bei weiterer Verlängerung der Ansatzröhre um eine kleine Terz vertieft zu werden, worauf er wieder zum Grundton zurückspringt. 6. Liegt der Ton des für sich tönenden Mundstücks in der Reihe der harmonischen Töne der für sich tönenden offenen Röhren, so ändert sich der Ton des Mundstücks nicht notwendig durch Verbindung mit der Röhre bei schwachem Blasen. Durch starkes Blasen kann aber dann der Ton entweder um eine Oktave, oder Quarte, oder kleine Terz, oder um andre Intervalle, welche den Zahlen $^2/_8$, $^9/_{10}$, $^{11}/_{12}$ entsprechen, unter den Ton des Mundstücks vertieft werden.

Eine zweite Klasse von Zungenwerken sind solche mit einer membranösen, durch Spannung elastischen Zunge, deren genaue Betrachtung hier von gröfster Wichtigkeit ist, weil zu ihnen der Kehlkopf gehört. Die erste gründliche Untersuchung solcher Zungenwerke verdanken wir J. Mueller, einige wichtige Beiträge zu den von Mueller eruierten Thatsachen und Gesetzen Harless und Rinne, eine treffliche Analyse der Zungenklänge Helmholtz.

Der Unterschied der in Rede stehenden Art von Zungenwerken gegen die vorher besprochenen ist schon in der Bezeichnung ausgedrückt. Während Metall- oder Holzplättchen, an einem Ende befestigt, vermöge der ihnen innewohnenden Elastizität wie elastische Stäbe schwingen, sobald sie angestofsen oder angeblasen werden, bedarf es bei einer membranösen Zunge, um sie in tönende Schwingungen zu versetzen, der Befestigung an beiden Enden und eines gewissen Grads von Spannung. Wir können ein der Mundharmonika ganz analoges einfachstes Instrument mit membranöser Zunge herstellen, wenn wir einen Kautschukstreifen, oder einen Streifen aus Arterienhaut, so über die gegenüberliegenden Seiten eines Rahmens spannen, dafs zu beiden Seiten des Streifens zwischen ihm und den Rändern des Rahmens ein schmaler oder breiter Spalt bleibt. Blasen wir den so befestigten Streifen von einer Seite an, so gibt er einen klangreichen Ton, während er beim Anstofsen oder Zerren nur einen kurzen, schwachen, klanglosen Ton gibt. Die Entstehung regelmäfsiger Schwingungen ist der bei metallenen Zungen erörterten ganz analog. Der andrängende Luftstrom beugt den Streifen zwischen seinen beiden Befestigungspunkten so lange auswärts vor, bis die elastischen Kräfte des letzteren eine gleich starke Gegenwirkung auszuüben beginnen, worauf die Zunge, da unterdessen die Druckkraft

der Luft durch Vergrößerung des Auswegs verringert wurde, zurückschnellt, um von dem nunmehr wieder wachsenden Luftdruck aufs neue vorgetrieben zu werden. Wie die metallenen Zungen, und zwar noch leichter, kann man auch die membranösen, ohne daß sie von einem Rahmen begrenzt sind, durch direktes Anblasen mit einem Röhrchen zum klangreichen Tönen bringen, wenn man den Luftstrom entweder senkrecht gegen ihre Fläche auf einen Rand oder von der Seite her quer über die Fläche bläst. J. Mueller hat den wichtigen Nachweis geliefert, daß die membranösen Zungen den Schwingungsgesetzen gespannter Saiten folgen. Legt man ein Stäbchen quer über die Mitte der Zunge und bläst die eine Hälfte an, so ertönt die Oktave des von der ganzen Zunge erzeugten Tons. Die Höhe des Tons wächst, wie bei den Saiten, mit dem Grade der Spannung, und zwar nehmen die Schwingungszahlen im umgekehrten Verhältnis der Länge, also wahrscheinlich auch im geraden Verhältnis mit den Quadratwurzeln der spannenden Kräfte zu. Die Höhe des Tons hängt aber bei den membranösen Zungen noch von einem zweiten Moment, von der Stärke des Blasens, ab, Vermehrung derselben treibt den Ton beträchtlich in die Höhe.

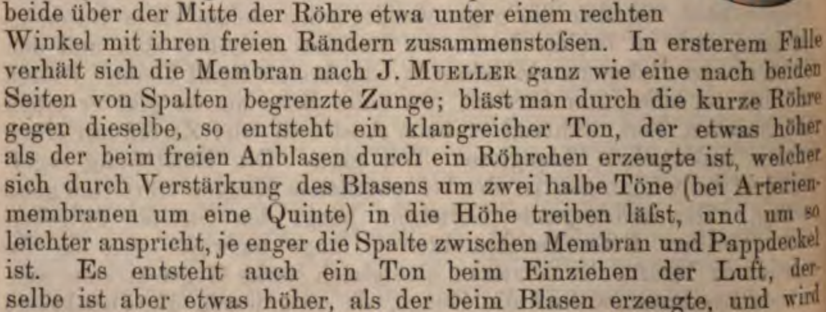
Die folgenden Modifikationen eines solchen Zungenwerks mit membranösen Zungen führen uns dem menschlichen Kehlkopf näher. Über das offene Ende einer kurzen cylindrischen Röhre spannt man eine Kautschukplatte *a* so hinweg, daß ihr freier gerader Rand die Röhrenmündung in der Mitte schneidet, während die andre Hälfte der Mündung durch einen Pappdeckel *b* so bedeckt wird, daß zwischen den Rändern der festen und der membranösen Platte ein schmaler Spalt *cd* frei bleibt. Oder man überspannt auch die zweite Hälfte der Röhrenmündung mit einer Kautschukplatte, so daß ebenfalls zwischen den Rändern beider Membranen eine enge Spalte frei bleibt (Fig. 196). Zweckmäßiger ist es nach Helmholtz, das Ende der Röhre von zwei Seiten her schräg abzuschneiden und über jede Hälfte der Öffnung dachartig eine Membran zu spannen', so daß beide über der Mitte der Röhre etwa unter einem rechten

Fig. 195.



Fig. 196.





Winkel mit ihren freien Rändern zusammenstoßen. In ersterem Falle verhält sich die Membran nach J. Mueller ganz wie eine nach beiden Seiten von Spalten begrenzte Zunge; bläst man durch die kurze Röhre gegen dieselbe, so entsteht ein klangreicher Ton, der etwas höher als der beim freien Anblasen durch ein Röhrchen erzeugte ist, welcher sich durch Verstärkung des Blasens um zwei halbe Töne (bei Arterienmembranen um eine Quinte) in die Höhe treiben läßt, und um so leichter anspricht, je enger die Spalte zwischen Membran und Pappdeckel ist. Es entsteht auch ein Ton beim Einziehen der Luft, derselbe ist aber etwas höher, als der beim Blasen erzeugte, und wird

nur dann tiefer, wenn die feste Platte nach einwärts gedrückt und ihr Rand hinter den der Membran geschoben wird. Beim Blasen läſst sich der Ton umgekehrt vertiefen, wenn der Rand der festen Platte etwas vor den der Membran gerückt wird.

Bei der zweiten Modifikation des Mundstücks, bei welcher die Spalte durch zwei elastische Membranen begrenzt wird, demnach die Verhältnisse denen des Kehlkopfs am ähnlichsten gemacht sind, hängt der Erfolg des Blasens nach J. Mueller davon ab, ob beide Membranen gleich oder ungleich gespannt sind. In beiden Fällen hört man zwar in der Regel nur einen Ton, aber von verschiedener Höhe. Hat man beide Membranen so gespannt, daſs jede für sich, durch ein Röhrchen angeblasen, denselben Grundton angibt, so ist der beiden gemeinschaftliche Ton in der Regel etwas tiefer (um einen halben Ton) als der von jeder einzelnen Lamelle für sich angegebene. Hat man beide Membranen ungleich gespannt, so daſs sie, für sich angesprochen, mit verschiedenen Grundtönen erklingen, so tritt beim Anblasen durch das Anspruchsrohr ein verschiedener Erfolg ein. Entweder ist der Ton derselbe, wie der, welchen man beim Bedecken der einen Membran mit einer festen Platte erhält und welcher in der Mitte zwischen den beiden Grundtönen der Platten zu liegen pflegt, oder es tönt nur eine der beiden Platten, und zwar diejenige, welche bei dem jedesmaligen Anspruch am leichtesten in Schwingungen versetzt werden kann. In ersterem Falle scheint eine Akkommodation der an sich verschiedenen Schwingungen beider Platten stattzufinden. Durch Verstärkung des Blasens kann auch der von zwei Platten gemeinschaftlich erzeugte Ton erhöht werden. Eine Erhöhung tritt aber ferner nach Muellers Versuchen auch dann ein, wenn man die schwingenden Platten durch Auflegung des Fingers dämpft; die Erhöhung fällt um so beträchtlicher aus, je näher dem freien Rande der Fingerdruck appliziert wird.

J. Mueller[1] hat durch eine Reihe trefflicher Versuche die Frage zu beantworten sich bemüht, wie die Töne membranöser Zungen durch Ansatzröhren von verschiedener Länge verändert werden. Die Resultate, zu denen er kam, sind kurz folgende.

Bei den ersten mit einer Klarinette angestellten Versuchen ergab sich nur ein geringer Einfluſs des Ansatzrohrs. Während bei dem gewöhnlichen mit fester elastischer Zunge versehenen Mundstück des Instruments der Ton successive um das Intervall eines halben Tons erhöht wird, wenn man die Luftsäule des Ansatzrohrs dadurch verkürzt, daſs man successive vom unteren Ende der Röhre her die mit Klappen bedeckten Löcher öffnet, konnte Mueller, wenn er das gewöhnliche Mundstück durch ein solches mit membranöser Zunge ersetzte, durch die allmähliche Eröffnung sämtlicher Löcher *in summa* doch nur eine Erhöhung um einen ganzen Ton hervorbringen. Der Ton,

---

[1] J. Mueller, *Hdb. d. Physiol. d. Menschen.* Coblenz 1840. Bd. II. p. 157 u. fg.

den das Mundstück für sich gab, wurde durch seine Verbindung mit dem ganz geschlossenen Klarinettenrohr vertieft. Eine zweite Versuchsreihe bestand darin, dafs an ein Mundstück mit Kautschukzunge Ansatzröhren von verschiedener Länge befestigt wurden; diese Röhren waren so abgemessen, dafs die Längen ihrer Luftsäulen den Tönen $\bar{\bar{c}}$, $\bar{c}$, $\bar{g}$, $\bar{c}$ und $\bar{e}$ entsprachen. Die Resultate fielen sehr ungleich aus, so dafs eine feste Regel aus denselben nicht abzuleiten war. Im allgemeinen wurde der Ton, den das Mundstück allein gab, durch Ansatz der ersten Röhre ($\bar{c}$) etwas vertieft, jedoch nicht über einen ganzen Ton; wurden zu der ersten Röhre neue Ansatzstücke hinzugefügt, so dafs dieselbe zu den durch die entsprechenden Töne bezeichneten Längen wuchs, so zeigte sich bald keine zunehmende Vertiefung, bald eine geringe Vertiefung, bald ein Zurückspringen des Tons. MUELLER stellte daher eine dritte Versuchsreihe so an, dafs an das Mundstück ein Ansatzrohr angebracht wurde, welches ausgezogen und dadurch ganz successive zu allen beliebigen Dimensionen bis zu 4 Fufs verlängert werden konnte. Dasselbe wurde während der Ansprache des Mundstücks ausgezogen und jedesmal beim Eintritt einer Veränderung der Tonhöhe um ein bestimmtes Intervall die zugehörige Länge notiert. Die Daten eines solchen Versuchs sind auf der folgenden Tafel zusammengestellt. Ein Mundstück, welches für sich angesprochen, den Ton $\bar{e}$ gab, veränderte denselben bei den in der ersten Kolumne angegebenen Längen (Zolle und Linien) des Ansatzrohrs um die in der zweiten Kolumne aufgeführten Intervalle.

3″	$\overline{dis}$	der Ton fällt
3″ 9‴	$\overline{d}$	„ „ „
4″ 9″	$\overline{cis}$	„ „ „
5″ 6‴	$\overline{c}$	„ „ „
6″ 2‴	$\overline{h}$	„ „ „
7″ 4‴	$\overline{ais}$	„ „ „
10‴	$\overline{a}$	„ „ „
13″ 6‴	$\overline{e}$	„ „ springt
15″	$\overline{d}$	„ „ fällt
15″ 8‴	$\overline{cis}$	„ „ „
17″ 6‴	$\overline{c}$	„ „ „
20″	$\overline{h}$	„ „ „
24″	$\overline{a}$	„ „ „
28″	$\overline{dis}$	„ „ springt
29″ 6‴	$\overline{d}$	„ „ fällt
30″	$\overline{c}$	„ „ „
30′ 6″	$\overline{h}$	„ „ „
34″	$\overline{ais}$	„ „ „
35″	$\overline{a}$	„ „ „
41″ 6‴	$\overline{dis}$ — $\overline{e}$	„ „ springt
42″	$\overline{c}$	„ „ fällt
43″	$\overline{h}$	„ „ „

Aus diesen häufig mit gleichem Erfolg wiederholten Versuchen erschliefst MUELLER einen analogen Einflufs des Ansatzrohrs auf die Töne membranöser Zungen, wie ihn WEBER für die Töne der metallischen Zungen erwiesen hat. Es ist die Veränderung des Tons, welche das Ansatzrohr hervorbringt, von dem Verhältnis des Grundtons der Zunge zum Grundton des Ansatzrohrs abhängig. In der Regel fällt der Ton mit der Verlängerung der Ansatzröhre so lange, bis der Grundton der Röhre dem der Zunge sich nähert; die Vertiefung des Tons erreicht jedoch die Oktave nicht, sondern es springt der Ton schon vorher auf den Grundton der Zunge oder in dessen Nähe zurück, sinkt durch weitere Verlängerung der Ansatzröhre aufs neue, um, wenn diese etwa die doppelte Länge erreicht hat, wieder zurückzuspringen, u. s. f. In einigen Fällen sank der Ton bis zu einer Oktave und darüber (von $\overline{f}$ auf $\overline{dis}$) herab; in diesem Falle trat der Sprung nicht bei der Länge der Ansatzröhre, welche dem Zungengrundton entsprach, sondern erst bei der doppelten Länge ein, ohne dafs MUELLER die Ursache dieser merkwürdigen Abweichung eruieren konnte. In einigen wenigen Fällen trat gar keine beträchtliche Tonveränderung mit der Verlängerung des Ansatzrohrs ein, und gerade diese Fälle erhalten eine hohe Bedeutung, da sie, wie wir finden werden, dem Verhalten des Kehlkopfs selbst am nächsten stehen; sie sind indessen von MUELLER selbst nicht weiter verfolgt worden. Bevor wir näher auf ihre Erklärung eingehen, wollen wir die übrigen von MUELLER ermittelten Thatsachen wiedergeben. Er fand, dafs mit Ansätzen versehene membranöse Zungenwerke ihren Ton durch Verstärkung des Blasens weit beträchtlicher als einfache Mundstücke, fast bis zur Oktave, in die Höhe treiben lassen. Er beobachtete ferner einen auffallenden Einflufs der Gröfse der Endöffnung des Ansatzrohrs auf die Tonhöhe. Durch zunehmende Bedeckung derselben wurde der Ton herabgedrückt, in verschiedenem Grade bei verschiedener Länge des Ansatzrohrs, im Maximum um eine Quinte. Nur in einzelnen Fällen bewirkte die Verengerung der Endöffnung eine Tonerhöhung, und zwar, wie sich herausstellte, bei denjenigen Längen der Ansatzröhre, bei welchen der Ton nahe am Sprung zum Grundton ist; die Bedeckung der Öffnung kann dann zuweilen den Sprung selbst herbeiführen. Eine Verengerung des Ansatzrohrs dicht über den Zungen (Stopfen) bewirkt meist eine Erhöhung des Tons. Endlich untersuchte MUELLER den Einflufs des Windrohrs auf die Töne membranöser Zungen, und fand, dafs Veränderung der Länge desselben in gleicher Weise und in ungefähr gleichem Grade Veränderung des Zungentons herbeiführt, wie die Veränderung der Länge eines Ansatzrohrs. So vertiefte sich in einem Falle der Ton von $\overline{ais}$ auf $\overline{f}$ bei einer Verlängerung des Windrohrs von 4″ 6‴ auf 20″, sprang auf $\overline{ais}$ zurück, fiel abermals bei weiterer Verlängerung bis zu 35″ auf $\overline{f}$ und sprang wieder auf $\overline{ais}$ zurück.

Länge des Windrohrs	Tonhöhe	Bemerkungen	Länge des Ansatzrohrs	Tonhöhe	Bemerkungen
1″	$+\overline{ais}$		0″	$\overline{a}$	der Ton fällt.
$4\frac{1}{2}$″	$\overline{a}$		$7\frac{1}{2}$″	$\overline{gis}$	
11″	$\overline{gis}$	der Ton fällt.	9″	$+\overline{a}$	Sprung.
13″	$-\overline{gis}$		11″	$\overline{a}$	der Ton fällt.
15″	$\overline{\overline{cis}}$	Sprung.	37″	$\overline{gis}$	
19″	$\overline{\overline{c}}$		39″	$+\overline{a}$	Sprung.
24″	$\overline{h}$	der Ton fällt.			
29″	$\overline{ais}$				
36″	$\overline{a}$				
41″	$-\overline{a}\ \overline{\overline{c}}$	bei starkem Blasen $\overline{\overline{c}}$.			

Rinne schliefst aus seinen Versuchen: 1. Die durch angrenzende Luftsäulen bewirkten Abänderungen in der Tonhöhe werden um so gröfser, je verschiedener die Spannung der beiden Zungen. 2. Der Sprung tritt durch starkes Blasen, nicht durch schwaches, wie bei den stabförmigen Zungen (Weber), ein. 3. Die dichtere Luftsäule des Windrohrs hat einen stärkeren Einflufs auf die Tonhöhe, als die dünnere des Ansatzrohrs. 4. Selbst bei beträchtlicher Differenz der Spannungsgrade beider Zungen bleibt die stärker gespannte nicht ganz unbeweglich, da der beim Sprung auftretende Ton zu hoch liegt, um durch die schwächer gespannte, selbst beim stärksten Blasen erzeugt werden zu können.

Ein weiteres, aufserordentlich interessantes, für die Theorie besonders wichtiges Ergebnis, zu welchem Rinne gelangte, ist folgendes. Nimmt man ein Mundstück mit zwei gleich gespannten Zungen, oder eines mit nur einer Zunge und bedeckt die Aufsenränder der beiden oder der einen Zunge bis zu verschiedener Nähe an den Spalt, so dafs nur ein breiterer oder schmälerer dem Spalt anliegender Teil der Zungen frei schwingen kann, so wächst der Einflufs verschieden langer Ansatz- und Windröhren auf die Tonhöhe in demselben Mafse, als die Breite der nicht gedeckten schwingungsfähigen Innenränder der Zungen abnimmt. Folgendes Beispiel erläutert dieses Verhältnis.

Breite des freien Zungenrands	Bei verschiedener Länge des Ansatzrohrs erreichbarer		Tonumfang
	höchster Ton	niedrigster Ton	
$2'''$	$\overline{gis}$	$\overline{d}$	7*
$3'''$	$\overline{gis}$	$\overline{cis}$	8
$3^1/_2'''$	$+\overline{fis}$	$-\overline{cis}$	+6
$4'''$	$\overline{e}$	$-\overline{cis}$	+4
$6^1/_2'''$	$\overline{d}$	$+\overline{c}$	−3

* Der dem Gesetz widersprechende geringe Tonumfang bei der geringsten Breite der
genränder erklärt sich nach RINNE dadurch, dafs diese Breite nicht genügenden Spielraum für die
wingungen der Zunge gestattete.

Es geht schon aus diesen Betrachtungen hervor, dafs von einer
ränderung der Tonhöhe der menschlichen Stimmbänder durch ab-
htlich zu diesem Behuf herzustellende Längenänderung ihres
türlichen Ansatz- und Windrohrs nicht die Rede sein kann.
r mögliche Umfang der Längenänderungen der Trachea einerseits
l des aus Rachen- und Mundhöhle gebildeten Ansatzrohrs ander-
ts ist von verschwindender Kleinheit den beträchtlichen Längen-
lerungen gegenüber, welche bei den künstlichen Zungenwerken
orderlich sind, um nur eben merkliche Änderungen der Ton-
he herbeizuführen. Dazu kommt, dafs das natürliche Ansatz-
ır durch seine Form und besonders durch die Nachgiebigkeit
ner Wände durchaus ungeeignet ist, Schwingungen der von ihm
schlossenen Luft in solcher Stärke zu unterhalten, dafs sie die von
Stimmbänderspannung abhängige Tonhöhe zu ändern vermöchten.
gegen ist das in seiner Form so mannigfach veränderliche natür-
he Ansatzrohr des Kehlkopfs in hohem Grade geeignet zu
derungen der **Klangfarbe** der menschlichen Stimmbänder; Art
l Verwendung dieser wichtigen Änderungen werden wir bei der
hre von der Sprache untersuchen, hier nur das allgemeine über
Klangfarbe der membranösen Zungen überhaupt.

Die Frage nach der Klangfarbe der Zungen hängt mit der
undfrage nach der Entstehung ihrer Töne innig zusammen. Aus
ı Erläuterungen, welche wir bei der Lehre vom Hören über die
sache der Klangfarbe gegeben haben, geht hervor, dafs Klänge,
lche durch eine Reihe von Obertönen neben dem Grundton
arakterisiert sind, durch eine in bestimmter Weise aus einfachen
ndelschwingungen zusammengesetzte periodische Bewegung erzeugt
rden. Es ist nun leicht, schon mit unbewaffnetem Ohre, besser
t Hilfe der Resonatoren aus den Klängen aller Zungen eine grofse
ihe von Obertönen herauszuhören. Nach HELMHOLTZ vernimmt
ın bei freien metallenen Zungen ohne Ansatzrohr deutlich die
ertöne bis zum sechszehnten oder zwanzigsten, und noch höhere,
lche, da sie einander näher als halbe Töne liegen, nicht mehr

bestimmt voneinander zu scheiden sind, und den Klang freier Zungen so unangenehm scharf machen. Eine so geartete Klangfarbe kann demnach nicht durch eine einfache Pendelschwingung hervorgebracht sein. Die Zungen schwingen aber, wie HELMHOLTZ nachgewiesen, in regelmäſsigen einfachen Schwingungen, folglich können sie nicht direkt die Klänge erzeugen. Damit ist der alte Streit über die Entstehung der Zungentöne endgültig zu gunsten der von W. WEBER aufgestellten Ansicht entschieden, nach welcher nicht die Zunge, sondern die durch die Zungenbewegung erzeugte periodische Luftbewegung die Quelle der Töne ist.

WEBER sucht die Entstehung der Zungentöne mit der Erzeugung von Tönen durch eine Sirene zu identifizieren. Wie bei letzterer ein Ton dadurch hervorgebracht wird, daſs ein Luftstrom eine Reihe schnell aufeinanderfolgender Unterbrechungen erfährt, und die Zahl dieser Unterbrechungen in gegebener Zeit die Höhe des Tons bestimmt, so soll nach WEBER eine im Rahmen schwingende Zunge den Luftstrom, der sie in Bewegung versetzt, bei jedem Durchgang durch den Rahmen unterbrechen, und auf diese Weise der Luft eine mit ihrer Schwingungszahl gleiche Anzahl von Stöſsen erteilen, welche die Ursache des Tons werden. Der Hauptgrund, welcher WEBER veranlaſste, die primär tönenden Elemente auſserhalb der Zungen zu suchen, ist die Thatsache, daſs eine Zunge, wenn sie auf andre Weise, als durch den Luftstrom, z. B. durch Anstoſsen oder Streichen mit dem Violinbogen in Schwingungen versetzt wird, durchaus nicht den starken klangvollen Ton, wie beim Anblasen, gibt. MUELLER hat gegen WEBER die entgegengesetzte Ansicht aufrecht erhalten und durch eine Anzahl Gründe zu stützen gesucht, welche teils an sich nicht beweisend, teils durch die vorangeschickte Thatsache entschieden widerlegt sind.

Die spezielle Klangfarbe, d. h. also Zahl und relative Stärke der den Grundton begleitenden Obertöne, hängt bei den Zungen von sehr mannigfachen Umständen ab. Im allgemeinen ist nach HELMHOLTZ die Zahl der Obertöne um so gröſser, je unterbrochener die periodische Luftbewegung ist, welche die Zungen hervorbringen, je mehr also die einzelnen Luftstöſse durch Pausen getrennt sind, je länger daher die Zunge bei dem Durchgang durch den Rahmen die Öffnung verschlieſst. Aufschlagende Zungen, welche bei jeder Schwingung auf den Rand des Rahmens aufschlagen, haben daher infolge der gröſseren Zahl der hohen Obertöne einen schärferen Klang als durchschlagende, welche ohne anzustoſsen die Öffnung des Rahmens passieren, Messingzungen einen schärferen Klang als membranöse Zungen. Beträchtlich modifiziert wird der Klang der Zungen durch Ansatzröhren, und zwar dadurch, daſs letztere diejenigen Obertöne, welche ihren Eigentönen entsprechen, verstärken, während die übrigen zurücktreten. Wir werden die Vokale der menschlichen Sprache als spezielle Fälle der Klangänderung durch die veränderliche Resonanz des Ansatzrohrs am menschlichen Kehlkopf weiter unten kennen lernen.

Auf eine Erörterung der für die Theorie der Zungentöne im allgemeinen wichtigen Frage, auf welche Weise die Modifikation

der Tonhöhe durch die ergänzenden Luftsäulen des Ansatz- und Windrohrs hervorgebracht werde, dürfen wir verzichten, da, wie erwähnt, diese Verhältnisse beim menschlichen Stimmorgan nicht in Betracht kommen.

§ 157.

Akustik des Kehlkopfs. Nach dieser vorbereitenden Betrachtung der Zungenwerke im allgemeinen wenden wir uns zur akustischen Untersuchung des Kehlkopfs selbst. Es kommt darauf an, nicht allein die Zusammengehörigkeit desselben mit den Zungenwerken überhaupt zu begründen, sondern auch die physikalische Bedeutung seiner einzelnen Teile, ihre Beziehungen zur Tonbildung und Tonveränderung festzustellen und die Geltung aller für die künstlichen Instrumente ermittelten Regeln und Gesetze auch bezüglich des natürlichen Instruments zu bekräftigen. Die Übereinstimmung des Kehlkopfs mit einem Zungenmundstück liegt auf der Hand und ist durch die einfachsten Versuche nachzuweisen. Ein frisch ausgeschnittener menschlicher oder tierischer Kehlkopf gibt beim Anblasen durch die Trachea reine, klangvolle Töne, sobald die Stimmritze durch Gegeneinanderbewegung der beiden Gieſsbecken bis zu einem engen Spalt verengt ist. Daſs dieser Ton durch Schwingungen der unteren Bänder als membranöser Zungen erzeugt wird, lehrt erstens der Augenschein, indem man deutlich die Vibrationen dieser Bänder wahrnehmen kann, und folgt weiter daraus, daſs der Ton ausbleibt, wenn wir in der Wand der Trachea, oder zwischen Ring- und Schildknorpel ein Loch anbringen, daſs dagegen die Tonbildung ungestört fortdauert, wenn wir einerseits die Trachea beliebig verkürzen oder ganz wegnehmen und den Kehlkopf selbst anblasen, anderseits alle oberhalb der unteren Stimmbänder gelegenen Teile des Kehlkopfs, auch die oberen Stimmbänder, entfernen. Beobachtungen an lebenden Tieren und Menschen bestätigen diese Grundthatsachen. Verletzung der Trachea (Luftröhrenfistel) hebt die Stimmbildung auf, Halswunden über den Bändern, krankhafte Zerstörung der oberen Stimmbänder oder des Kehldeckels beeinträchtigen die Stimmbildung nicht wesentlich. Die Stimmbänder des Kehlkopfs schwingen ganz nach denselben Gesetzen wie Kautschukzungen, vor denen sie sich durch eine noch beträchtlichere Elastizität auszeichnen.

Der erste, welcher den Kehlkopf selbst einer erschöpfenden Reihe exakter Versuche über die Bedingungen und Gesetze der Tonerzeugung unterwarf, war J. Mueller.

Wir deuten zunächst das von ihm eingeschlagene Verfahren und dessen Modifikationen durch seine Nachfolger an, um dann die Resultate, zu welchen er und andre gekommen sind, darzulegen. Es kam darauf an, erstens den unteren Stimmbändern jeden beliebigen, genau meſsbaren Grad der Spannung,

zweitens der Stimmritze jede mögliche Form und Weite geben, drittens einen Luftstrom von beliebiger, ebenfalls genau meſsbarer Stärke auf die Bänder durch die als Ansprachsrohr dienende Trachea wirken lassen zu können. Zur Spannung der Bänder benutzte MUELLER das natürliche Mittel, die Beugung des Schildknorpels gegen den fixierten Ringknorpel bei ebenfalls fixierten Gieſskannenknorpeln, aber nicht um die durch die unteren Hörner gehende horizontale Achse. Er band zu diesem Zweck die hintere Wand des Ringknorpels auf ein Brettchen fest, steckte durch die Basen beider Gieſskannen quer von einer Seite zur andren einen Pfriemen, welcher dieselben zunächst nebeneinander fixierte, zugleich aber eine Erweiterung und Verengerung der Stimmritze durch Gegeneinanderschieben oder Voneinanderrücken der beiden Knorpel gestattete, und band endlich den Pfriemen ebenfalls auf jenes Brettchen fest. War so die hintere Wand fixiert, so wurde am Winkel des Schildknorpels dicht über der Stelle, von welcher innerlich die Stimmbänder entspringen, äuſserlich eine Schnur befestigt, dieselbe nach vorn zu in der Ebene der Stimmbänder über eine Rolle geleitet, und in ihr Ende eine kleine Wagschale eingeknüpft. Wurde nun die Verbindung der unteren Schildknorpelhörner am Ringknorpel gelöst, so daſs ein Zug an jener Schnur die vordere Kehlkopfwand mit den vorderen Enden der Stimmbänder von der fixierten hinteren Wand mit den hinteren Enden der Bänder entfernen konnte, so lieſs sich durch Einlegen von verschiedenen Gewichten in die Wagschale den Bändern jeder beliebige Grad der Spannung erteilen. So vollkommen letzterer Zweck bei dieser Methode erreicht werden kann, so läſst sich doch nicht verkennen, daſs die künstliche Art der Gieſskannenbefestigung nicht alle im Leben möglichen Formen der Stimmritze herzustellen erlaubt. HARLESS hat daher eine weit kompliziertere, umständlichere Methode ausgesonnen. Sie besteht im wesentlichen darin, daſs nicht der Ring-, sondern der Schildknorpel durch zwei von oben und unten her in seine Platten eingestoſsene Haken unverrückt fixiert und die Spannung der Bänder dadurch hervorgebracht wird, daſs der vordere Teil des Ringknorpels mittels eines Hebels, an dessen vorderem Arme sich eine Wagschale befindet, dem unteren Rande des Schildknorpels beliebig genähert werden kann, während ein sehr künstlich zusammengesetzter Zangen- und Hebelapparat die Gieſskannenknorpel in jede mögliche Stellung zu bringen und in derselben zu fixieren gestattet. Es ist indessen durch diese Methode kaum ein Vorteil erreicht, welcher die Schwierigkeit der Herstellung und die Umständlichkeit des Gebrauchs der Vorrichtungen irgend aufwöge; die Möglichkeit, der Stimmritze jede Form geben zu können, ist darum nicht von so hohem Werte, weil auf die Entstehung der Töne nur die Weite der Stimmritze einen in Betracht kommenden Einfluſs hat. Entschieden fehlerhaft scheint uns die Methode von LISKOVICS zu sein, welcher, wie HARLESS nach ihm, den Schildknorpel fixierte und wie MUELLER die beiden Gieſskannen durch eine querdurchgesteckte Stricknadel verband, den die Bänder spannenden und abspannenden Zug aber so an den Gieſskannen selbst anbrachte, daſs diese gegen den Ringknorpel nach vorn und nach rückwärts gedreht wurden. Da diese Bewegung nicht in der Beschaffenheit des Gelenks zwischen Gieſskannen- und Ringknorpel begründet ist, so geht hierbei notwendig ein Teil der zur Spannung der Bänder bestimmten Zugkräfte durch die der Bewegung entgegenstehenden Widerstände verloren, und können mithin keine genauen Werte für das Verhältnis der spannenden Kräfte und der Tonhöhe gewonnen werden. Da alle oberhalb der unteren Stimmbänder befindlichen Teile zum Tonangeben völlig entbehrlich sind, so entfernte sie MUELLER zur Erleichterung des Versuchs und der Beobachtung. Das Anblasen der Bänder führte MUELLER mit dem Munde durch ein in die Trachea eingepaſstes kurzes Holzrohr aus, eine Methode, die allerdings einfach ist, allein schon wegen der Schwierigkeit, eine bestimmte Druckhöhe längere Zeit hindurch konstant zu unterhalten, gegen die andre Methode, die Erzeugung der Schwingungen durch ein Gebläse, zurücksteht. MUELLER u. a. hatten den Gebrauch des Gebläses verworfen, weil durch den trockenen Luftstrom desselben die

Bänder zu schnell ausgetrocknet und dadurch zum Tönen untauglich wurden. Harless hat diese Übelstände beseitigt, indem er die Luft erwärmte und mit Wasserdampf sättigte. Ein in das Anspruchsrohr dicht unter dem Kehlkopf eingefügtes Manometer gibt den vom Luftstrom ausgeübten Seitendruck genau an. Mit Hilfe dieser Methoden sind die nachfolgenden Thatsachen und Gesetze festgestellt worden.

Die wesentlichsten Momente, welche die Höhe des Kehlkopftons bestimmen, sind der Spannungsgrad der tongebenden Bänder und die Länge derselben. Im Gegensatz zu den Saiten geben die Stimmbänder bereits im vollkommen erschlafften Zustand, wie er sich am ausgeschnittenen Kehlkopf von selbst herstellt, klangvolle Töne, jedoch in der Regel nur, wenn man die Stimmritze oder richtiger die Stimmbänder selbst beträchtlich verkürzt, indem man ihre hintersten Partien mit einer Pinzette zusammendrückt, so dafs nur die vorderen durch den Luftstrom in Schwingungen versetzt werden können. Dieser Unterschied von den Saiten ist in der Beschaffenheit des Materials der Bänder begründet; schon die geringe Dehnung, welche der Luftstrom an ihnen in völlig erschlafftem Zustande hervorbringt, genügt zur Erweckung einer elastischen Gegenwirkung, welche den Rückgang der Bänder, mithin die Entstehung regulärer Schwingungen, einleitet. Das Verhältnis beider Faktoren der Tonhöhe, der Spannung und der Länge, ist ein solches, dafs sie sich wechselseitig kompensieren können; d. h. es können tiefe Töne von kurzen wie von langen Bändern, hohe Töne auch von langen Bändern hervorgebracht werden, sobald die Bänder bei gröfserer Länge für hohe Töne in entsprechendem Grade mehr gespannt, bei gröfserer Kürze für tiefe Töne entsprechend mehr erschlafft sind. Werden die beiden Bänder des Kehlkopfs in ungleichem Grade gespannt, so dafs jedes, für sich angesprochen, einen andren Grundton gibt, so geben sie beim gemeinschaftlichen Anblasen, wie die Kautschukzungen des künstlichen Kehlkopfs, doch in der Regel nur einen Ton, indem entweder nur eines von beiden Bändern tönt oder beide ihre Schwingungen gegenseitig akkommodieren. Äufserst selten kommen gleichzeitig zwei Töne zum Vorschein. Es ereignet sich, dafs bei unverändertem Spannungsgrad zuweilen statt des Grundtons ein viel höherer Ton anspricht; dies geschieht, wenn die Bänder in einem Teile ihrer Länge beim Schwingen anstofsen und so die Bildung eines Schwingungsknotens veranlassen, oder wenn das Stimmregister (s. u.) umschlägt. Wir haben nun zu untersuchen, nach welchem Gesetz die Stimmbänder mit der Zunahme der Spannung ihre Tonhöhe verändern, ob nach dem für die Saiten gültigen Gesetz, bei welchen die Schwingungszahlen im geraden Verhältnisse wie die Quadratwurzeln der spannenden Kräfte zunehmen, oder nach einem andren. Die zahlreichen Versuche Muellers haben gezeigt, dafs die Forderungen dieses Gesetzes von den Stimmbändern nur annähernd erfüllt werden, obwohl in solchem Grade annähernd, dafs die Analogie zwischen Saiten und Stimmbändern

unverkennbar ist. Nach dem Gesetz müfsten die Töne der Stimmbänder um Oktaven steigen, wenn sich die Gewichte, mit denen die Wagschale des vorhin beschriebenen (p. 400) Kehlkopfpräparats belastet wird, wie $n:n^2:n^4$ verhielten; es bleiben aber die Töne fast konstant um halbe, ganze, selbst mehrere ganze Töne unter der geforderten Höhe zurück; so waren bei Belastung der Wagschalen mit 4, 16 und 64 Lot die zugehörigen Töne in mehreren Versuchen $\bar{c}$ $\bar{a}$ $\overline{gis}$ (statt $\bar{c}$ $\bar{\bar{c}}$ $\bar{\bar{\bar{c}}}$), $\overline{cis}$ $\bar{h}$ $\overline{\overline{ais}}$, *ais* $\overline{fis}$ $\bar{\bar{g}}$, $\bar{d}$ $\bar{\bar{c}}$ $\bar{\bar{a}}$ u. s. f., nur in einem Versuche g $\bar{g}$ $\bar{\bar{g}}$, wie das Gesetz verlangt. Die zuweilen beträchtlichen Abweichungen vom Gesetz können bei Versuchen am Kehlkopf aufser von den Bändern auch noch von verschiedenen Nebenumständen abhängen, so von der Aufzehrung eines Teils der spannenden Kräfte durch Widerstände, welche bei der Bewegung der Knorpel gegeneinander entstehen, von der ungleichen Spannung beider Bänder, von der ungleichen Stärke des Anblasens. Dafs indessen nicht alle Abweichungen aus diesen Nebenumständen erklärlich sind, geht daraus hervor, dafs auch bei ausgeschnittenen, frei gespannten und durch einen Tubulus angeblasenen Stimmbändern die Erhöhung der Töne etwas hinter dem von dem Gesetze geforderten Grade zurückbleibt, während isolierte Kautschukzungen in dieser Beziehung mit den Saiten völlig übereinstimmen. Der Umfang, in welchem sich am ausgeschnittenen Kehlkopf die Töne der Stimmbänder durch Vermehrung der Spannung verändern lassen, beträgt nach MUELLER ungefähr zwei Oktaven, bei weiterer Erhöhung der Spannung entstehen nur noch unangenehme höhere, pfeifende oder schreiende Töne. MUELLER änderte bei diesen Versuchen die Spannungsmethode insofern, als er den Zug nicht in der Richtung der Bänder wirken liefs, was nur dann notwendig ist, wenn es sich um Ermittelung der Verhältnisse zwischen Schwingungszahlen und spannender Kraft handelt, sondern die natürliche Hebelbewegung des Schildknorpels gegen den fixierten Ringknorpel verwendete, indem er die Gewichte an einem senkrecht vom Winkel des Schildknorpels herabhängenden Faden wirken liefs. Bei zwei solchen an einem männlichen Kehlkopf ausgeführten Versuchsreihen stieg in der ersten der Ton von *ais* bis zu $\overline{\overline{dis}}$, bei einer allmählichen Vermehrung der Gewichte von ½ bis zu 37 Lot; in der zweiten erhöhte sich der Ton von *h* bis $\overline{\overline{dis}}$ bei gleicher Vermehrung der Gewichte. Die Erhöhung des Tons um das Intervall eines halben Tons erforderte verschiedene Gewichtserhöhung bei verschiedenen Graden der Spannung; im Anfang, bei tieferen Tönen, genügte dazu eine Gewichtszunahme von ½ Lot, während bei den höheren Tönen eine Vermehrung von 2—3 Lot erforderlich war. Der Ton, welcher bei Abwesenheit jedes spannenden Zugs bei der natürlichen Lage der Kehlkopfknorpel entsteht, ist nicht der tiefstmögliche; es läfst sich derselbe vielmehr noch beträchtlich weiter vertiefen, wenn man die Bänder künstlich weiter abspannt

Zu diesem Zwecke ist nur nötig neben der Spannungsvorkehrung an der Vorderseite des Kehlkopfs eine entgegengesetzt wirksame an der Hinterseite anzubringen, also einen zweiten an einer Wagschale endigenden Faden von der vorderen Schildknorpelkante nach rückwärts über eine Rolle zu leiten und mit zunehmenden Gewichten zu belasten, so daſs der vordere Ansatzpunkt der Bänder dem fixierten hinteren mehr und mehr genähert wird. Auf solche Art gelang es J. MUELLER den Grundton $\overline{dis}$ bei einer Vermehrung der abspannenden Gewichte von 0,3 Lot auf 3,8 Lot bis auf *H* zu vertiefen. HARLESS gibt an, durch diese Methode selbst das tiefe *E* erreicht zu haben; von welchem Grundton aus, ist nicht mitgeteilt.

Die Veränderung der Stärke des Blasens, welche wir bei künstlichen Zungen als von wesentlichem Einfluſs auf die Tonhöhe kennen gelernt haben, übt denselben Einfluſs in ungleich höheren Graden auf die Töne der Stimmbänder aus. MUELLER und LISKOVIUS fanden, daſs sich durch allmähliche Verstärkung des Blasens der Grundton bei unveränderter Spannung um eine Quinte und mehr in die Höhe treiben läſst, und zwar durch alle halben Töne und deren Zwischenstufen hindurch.

HARLESS hat diesen Punkt genauer verfolgt, indem er bei verschiedenen ursprünglichen Spannungen der Bänder die Stärke des Winds, welche den verschiedenen Stufen der Tonerhöhung entsprach, manometrisch bestimmte. Er folgert aus einem Vergleich der Elastizitätsverhältnisse des Stimmbandgewebes mit denen des Kautschuks, daſs beide insofern sich verschieden verhalten müssen, als bei letzterem die Vermehrung der Schwingungszahlen um eine bestimmte Gröſse bis nahe vor das erreichbare Maximum ziemlich gleiche Verstärkung des Winds verlange, während bei den natürlichen Bändern diese Verstärkung rasch wachsen müsse in dem Maſse, als der Ton bereits in die Höhe getrieben sei. Die direkten Versuche bestätigen diese Voraussetzung nur unvollkommen, verschiedene nicht zu beseitigende Übelstände verhindern, daſs sich am natürlichen Präparat ein bestimmtes gesetzliches Verhältnis zwischen Manometerständen und Schwingungszahlen geltend macht. Ein Vergleich der natürlichen Zungen mit künstlichen aus Arterienhaut verfertigten ergab, daſs bei ersteren eine bestimmte Erhöhung des Manometerstands eine weit beträchtlichere Vermehrung der Schwingungszahl bewirkt, als bei letzteren. Den Kautschukzungen sprach MUELLER nur in sehr geringem Grade die Eigenschaft zu, ihre Tonhöhe durch Verstärkung des Blasens zu ändern; HARLESS wies nach, daſs Zungen von vulkanisiertem Kautschuk unter Umständen denen des Kehlkopfs in dieser Beziehung durchaus nicht nachstehen.

Es fragt sich, welchen Einfluſs die verschiedenen Modifikationen der Stimmritzenform auf den Ton der Bänder haben, ob durch sie bloſs die Leichtigkeit des Anspruchs betroffen wird, oder auch die Höhe des Tons. J. MUELLER stellt letzteren Einfluſs mit Bestimmtheit in Abrede; der Ton ist nach ihm erstens bei enger und weiter Stimmritze, sobald die Spannung der Bänder wirklich unverändert bleibt, derselbe, spricht bei weiter nur schwerer, bei einer gewissen Weite gar nicht mehr an. Es hat aber auch zweitens keinen Einfluſs auf die Tonhöhe, ob der hintere zwischen den Gieſskannenknorpeln selbst gelegene Teil der Stimmritze, die sogenannte Atemritze,

geschlossen oder offen ist. Der Anspruch erfolgt am leichtesten, wenn dieselbe geschlossen oder wenigstens beträchtlich verengt ist. Diese Ansicht hat von einigen Seiten her Widerspruch erfahren. HARLESS hat auf die Momente aufmerksam gemacht, welche zu der irrtümlichen Ansicht, daſs die Stimmritzenweite und Form auf die Tonhöhe von Einfluſs sei, geführt haben. Es ist nämlich nur unter ganz besonderen, schwer herbeizuführenden Verhältnissen möglich, bei Veränderung der Form und Weite der Stimmritze alle übrigen erwiesenermaſsen die Tonhöhe bestimmenden Momente unverändert zu lassen. Die Art der Bewegungen der Gieſskannenknorpel bringt es mit sich, daſs bei jedweder Stellungsveränderung derselben, welche wir zum Zweck der Formveränderung der Stimmritze herbeiführen, notwendig mehr oder weniger auch eine Verlängerung oder Verkürzung des Stimmbands eintritt, da die Ansatzpunkte der Bänder an den Vokalfortsätzen für keine Bewegung derselben die Drehpunkte bilden. Tritt also keine Kompensation dieser Längenveränderung der Bänder durch entsprechende Bewegungen zwischen Ring- und Schildknorpel ein, so wird jenes Nebenresultat der Stimmritzenveränderung eine Veränderung der Tonhöhe bedingen. Zweitens verändert sich notwendig mit der Verengerung und Erweiterung der Stimmritze, mit der Schlieſsung und Öffnung der Atemritze die Windstärke, trotz unveränderter Anstrengung der Exspirationsmuskeln oder unveränderter Belastung des Gebläses, wie das Manometer lehrt, und die Betrachtung der Verhältnisse *a priori* erwarten läſst. Ein Beispiel von HARLESS diene zur Erläuterung. War die Schwingungszahl der Stimmbänder bei mittlerer Breite der Stimmritze und offener Atemritze = 136,9 (— *Cis*) und der Manometerstand = 70 mm (Wassersäule), so stieg mit Verschluſs der Atemritze die Schwingungszahl auf 139,5, der Manometerstand auf 75 mm, mit der Annäherung der Stimmbänder bis zur Berührung aber die Schwingungszahl auf 165,3 (*E*), der Manometerstand auf 95 mm. Da bei diesen Versuchen durch die von HARLESS in Gebrauch gezogene komplizierte Vorrichtung die sonst mit jeder Stellungsänderung der Gieſskannenknorpel verknüpfte Längenänderung der Stimmbänder zum Wegfall gebracht worden war, so können wir mit vollem Recht die beobachtete Tonerhöhung als Resultat des erhöhten Luftdrucks, mithin überhaupt den Einfluſs der Stimmritzenform auf die Tonhöhe als einen scheinbaren, nur indirekten ansehen. Thatsache ist, daſs im Leben, wie die Untersuchung mit dem Kehlkopfspiegel zeigt, die Stimmbänder bei jeder Schwingung ihre Ränder soweit nähern, daſs sie, ohne sich zu berühren, einen momentanen Verschluſs der Stimmritze bilden. Kommt dieser Verschluſs nicht zustande, so verliert der Ton, da keine vollkommene Unterbrechung des Luftstroms mehr eintreten kann, rasch an Stärke, und schon bei sehr geringer Erweiterung der Stimmritze hört der Anspruch ganz auf. HELMHOLTZ vermutet, daſs vielleicht der Grund der Heiserkeit in einem

unzulänglichen Schlufs der Stimmritze während der Bänderschwingungen zu suchen sei. Geschieht das Gegenteil, berühren sich die Stimmbänder während jeder Schwingung, so ändert sich die Klangfarbe ihrer Töne, sie verhalten sich dann wie aufschlagende Zungen, deren Klang immer schärfer als derjenige der durchschlagenden ist. Der scharfe Klang vieler menschlicher Stimmen ist nach HELMHOLTZ vielleicht darin begründet, dafs die Ränder der Stimmbänder nicht ganz eben sind und infolge davon ein teilweises Anstofsen bei den Schwingungen stattfindet.

Dafs bei den Stimmbändern des Kehlkopfs nicht davon die Rede sein kann, ein Mittel zur Veränderung der Tonhöhe in Längenänderungen des natürlichen Ansatz- oder Windrohrs zu suchen, wurde bereits erwähnt.

MUELLER glaubt noch ein Mittel zur Erhöhung des Tons in der Verengerung des zunächst unter den Stimmbändern gelegenen Raums, des *aditus glottidis inferior*, nachgewiesen zu haben und schreibt diesen Effekt der Kontraktion der *musculi thyreoarytaenoidei* zu. Er stützt diese Ansicht auf folgenden Versuch. Schneidet man an einem Kehlkopf die oberhalb der unteren Stimmbänder gelegenen Teile weg und präpariert, nachdem die Giefskannen befestigt sind und die Atemritze geschlossen ist, die genannten Muskeln zu beiden Seiten der Stimmbänder bis auf die innere Kehlkopfschleimhaut ab, welche hier die Wand des trichterförmigen Stimmritzeneingangs bildet (s. Fig. 191 p. 378), so kann man die Töne der Stimmbänder beträchtlich erhöhen, wenn man zu beiden Seiten diese Membran so nach innen drückt, dafs jener trichterförmige Raum verengt wird. Dieselbe Wirkung soll der jederseitige Thyreoarytänoideus hervorbringen und daher die Stelle eines Stopfens vertreten, der nach MUELLER bei künstlichen Zungenwerken eine Tonerhöhung hervorzurufen imstande ist. Aufserdem soll dieser Muskel aber auch als Dämpfer wirken, indem er das Mitschwingen der äufseren Teile der Stimmmembranen beeinträchtigt, und dadurch zur Erhöhung des Tons beitragen können. Es geht bereits aus den in den vorigen Paragraphen gegebenen Erörterungen hervor, dafs dieser Teil der MUELLERschen Theorie vieles gegen sich hat. Erstens haben wir gesehen, dafs RINNES Erfahrungen gegen die Tonerhöhung membranöser Zungen durch Stopfen sprechen, wodurch die von MUELLER gegebene Erklärung des Phänomens zweifelhaft wird; zweitens ist durchaus unsicher, ob der fragliche Muskel bei seiner Kontraktion wirklich eine solche Verengerung des *aditus glottidis* hervorbringen kann, wie sie MUELLER durch Druck (mit Skalpellstielen) auf die Wände des trichterförmigen Raums bewerkstelligte. An dem Faktum, dafs ein solcher Druck Tonerhöhung zur Folge hat, ist natürlich nicht zu zweifeln, aber die Erklärung desselben kann in verschiedenen Umständen gesucht werden. Geben wir auch zu, dafs bei diesem Druck kein spannender Zug auf die Stimmbänder selbst ausgeübt werde, so ist doch nicht zu übersehen, dafs durch die Verengerung *ceteris paribus* die Windstärke gesteigert werden mufs. Dafs dem wirklich so ist, geht aus einem Versuch von HARLESS hervor. Derselbe verfertigte ein nach oben zu einer Spalte verjüngtes Ansatzstück an die Windröhre, welches er den Stimmbändern mehr und mehr nähern konnte, und mittels dessen er denselben Effekt, wie MUELLER durch seitlichen Druck auf die Trichterwände, erreichte. Es ergab sich, dafs mit der allmählichen Näherung, während der Ton um einen ganzen Ton sich hob, die Widerstände so vermehrt wurden, dafs die Wassersäule des Manometers bei gleichbleibender Belastung des Gebläses um 175 % stieg. Es läfst sich hiernach diese notwendig mit der Verengerung des Aditus verbundene Steigerung der Windstärke wohl als das tonerhöhende Moment ansehen, wenn auch, wie HARLESS angibt, eine Entlastung des Gebläses zur

Gleicherhaltung der Windstärke, statt die Tonerhöhung aufzuheben, ein gänzliches Verstummen des Tons zur Folge hat. Dies beweist nur, daſs die Verengerung die Ansprache des Tons erschwert. Rinne, welcher ebenfalls bezweifelt, daſs die Thyreoarytänoidei im Leben denselben Effekt, wie ein seitlicher Druck, auf die Wände des Trichters hervorbringen können, ist der Ansicht, daſs, wenn die Kontraktion der Muskeln wirklich eine Tonerhöhung bewirke, dies durch Verkleinerung des Querschnitts der schwingenden Teile geschehe; er stützt sich dabei auf das bekannte Gesetz, daſs die Tonhöhe von gespannten Saiten und Streifen sich *ceteris paribus* umgekehrt wie die Querschnitte derselben verhält. Von der Möglichkeit, daſs die fraglichen Muskeln etwa durch einen sehnenartigen Ansatz eines Teils ihrer Fasern an die Stimmbänder letztere zu spannen und dadurch in erhöhte Tonstimmung zu versetzen vermöchten, ist nach dem früher über Verlauf und Endigung der Thyreoarytänoidei beigebrachten (s. o. p. 382) gänzlich abzusehen.

Die Frage nach der akustischen Bedeutung der oberen Stimmbänder, der Morgagnischen Ventrikel, des Kehldeckels fällt zusammen mit der Frage nach den Resonanzverhältnissen im menschlichen Stimmorgan. Es fehlt nicht an Hypothesen über die Bestimmung dieser Teile; höchst wahrscheinlich kommen sie nur als Resonanzapparate in Betracht, zu denen sie sich infolge ihrer physikalischen Eigenschaften, ihrer Form und Lage sehr wohl eignen. Der nächste Zweck der Morgagnischen Taschen kann kein andrer sein, als die unteren Stimmbänder frei zu machen, damit dieselben auch die gröſsten Exkursionen ungehindert ausführen können; ihre Bildung ist nur durch die Gegenwart der oberen Stimmbänder bedingt, ohne welche das Ansatzrohr unmittelbar über den unteren Stimmbändern beginnen würde. Welche Bestimmung haben die oberen Bänder (Taschenbänder)? Daſs sie nicht zur Erzeugung tönender Schwingungen für sich oder mit den unteren Stimmbändern bestimmt sind, ist längst entschieden; es gelingt zwar, auch von ihnen Töne zu erhalten (nach Merkel solche, welche ihrem Klange nach mit dem Räuspern übereinstimmen), aber unter Bedingungen, welche im Leben niemals erfüllbar sind. Dagegen kann man sich leicht durch den Augenschein überzeugen, daſs sie bei dem Tönen der unteren Bänder in lebhafte Mitschwingungen geraten; es dürfte also ihre Bestimmung jedenfalls in diesen Mitschwingungen und deren Übertragung auf die festen Wände des Kehlkopfs zu suchen sein. Daſs gespannte elastische Membranen mit Leichtigkeit Schallwellen der Luft aufnehmen und ebenso leicht an feste Körper abgeben, ist eine physikalische Thatsache, die schon bei Betrachtung der Schallleitung im Gehörorgan gebührende Würdigung gefunden hat. Daſs die oberen Stimmbänder bei allen möglichen Spannungsgraden der unteren gleich leicht in Mitschwingung geraten, kann uns nicht wunder nehmen, wenn wir bedenken, daſs sie zwar schwächer als die unteren gespannt sind, aber jedes Moment, welches die Spannung der unteren erhöht oder verringert, auch die Spannung der oberen in ganz entsprechender Weise verändert. Da nun eine gespannte Membran um so leichter auf einen Ton von bestimmter

Höhe resoniert, je näher ihr eigner Grundton demselben kommt, so erhält diese gleichzeitige Spannung und Abspannung der oberen Bänder mit den unteren ihre augenscheinliche Erklärung. Die Kehlkopfwände selbst sind keiner Veränderung fähig, welche ihre Resonanzverhältnisse der wechselnden Tonhöhe entsprechend anzupassen vermöchte; nun übertragen zwar schon die unteren Stimmbänder ihre Schwingungen direkt auf die Kehlkopfwände, allein trotzdem ist eine Verstärkung dieser Übertragung durch die oberen Bänder gewifs von hoher Wichtigkeit für die Stärke der Resonanz. RINNE vergleicht diese Übertragung sehr richtig mit den Vorgängen bei einer Violine, bei welcher die schwingenden Saiten durch den Steg dem Resonanzboden ihre Schwingungen mitteilen. Über die Bedeutung des Kehldeckels für die Stimme besitzen wir nur mehr oder weniger unsichere Hypothesen. J. MUELLER fand, dafs durch Niederdrücken desselben der Ton etwas tiefer und dumpfer würde, andre fanden eher Erhöhung. C. MEYER beobachtete, dafs sich die Epiglottis beim Tongeben nach innen einrollt, und glaubt daher, dafs sie insbesondere bei hohen Tönen dem Luftstrom sich entgegenstellt, ihn in ihrer rinnenförmigen Höhlung kondensiert und als Klappe mitschwingt. CZERMAK hat von einer solchen Einrollung nichts mit dem Kehlkopfspiegel gesehen.

Über die Bedeutung des Windrohrs und Ansatzrohrs des menschlichen Zungenwerks als Resonanzapparate ist in früherer Zeit vielfach diskutiert worden, ohne dafs man das wahre Verhältnis getroffen hätte und treffen konnte, bevor die Zusammensetzung der Klänge des Kehlkopfs bekannt war. Man hat nachzuweisen gesucht, dafs teils die von den genannten Röhren eingeschlossenen Luftsäulen, teils ihre Wände bestimmt seien, durch Resonanz den Ton der Bänder zu verstärken und hat die Mittel zu bezeichnen gesucht, durch welche die nötige Abstimmung dieser Teile für die Töne aller möglichen Höhen bewirkt werde. Ob die Trachea überhaupt als Resonanzapparat in Betracht kommt, ist jetzt sehr fraglich, wenn es auch Thatsache ist, dafs ihre Wände beim Tönen der Bänder in lebhafte Mitschwingungen geraten. Von einer Abstimmung der Luftröhre für Töne verschiedener Höhe durch entsprechende Längenänderungen kann keine Rede sein. Es ist leicht, zu beobachten, dafs die Trachea beim Singen hoher Töne verlängert, beim Singen tiefer Töne verkürzt wird, und zwar durch Auf- und Niedersteigen des Kehlkopfs. Die hierbei eintretenden Änderungen in der Länge der Luftsäulen sind den durch die Theorie für eine Anpassung der Resonanzverhältnisse bei hohen und tiefen Tönen geforderten gerade entgegengesetzt, da der Eigenton der Trachealuftsäule mit der Verlängerung sinken, mit der Verkürzung steigen müfste. Man hat daher an eine Abstimmung durch Spannungsänderungen gedacht; die Abspannung, welche das Sinken des Kehlkopfs beim Singen tiefer Töne bewirkt, soll trotz der Verkürzung der Trachea sie zur Resonanz für diese

tiefen Töne stimmen und umgekehrt die zunehmende Spannung beim Steigen des Kehlkopfs für hohe Töne. Zu gunsten dieser hypothetischen Deutung des Nutzens der faktischen Kehlkopfbewegungen führt Rinne die Erfahrung an, daſs die starken Erzitterungen der Trachea und des ganzen Brustkorbs, welche man beim Singen sehr tiefer Töne deutlich fühlt, unmerklich und zugleich die Töne weniger klangvoll werden, wenn wir dieselben Töne mit in die Höhe gezogenem Kehlkopf hervorbringen. Die wahre Bedeutung des menschlichen Ansatzrohrs als Resonanzapparat werden wir bei der Lehre von der Sprache erörtern. Es ist keine Rede davon, daſs dasselbe zur Verstärkung der Grundtöne des Kehlkopfs von verschiedener Höhe abgestimmt würde; wir wissen jetzt, daſs es die Aufgabe hat, durch Änderungen seiner Weite und Form verschiedene Obertöne der zusammengesetzten Klänge der Stimmbänder durch Resonanz zu verstärken und dadurch die Änderungen der Klangfarbe, welche gewisse Laute unsrer Sprache charakterisieren, hervorzubringen.

Es bleibt uns noch übrig, eine merkwürdige akustische Erscheinung am menschlichen Zungeninstrument zu besprechen, welche noch immer einer genügenden widerspruchsfreien Erklärung harrt, d. i. die Erzeugung zweier dem Klange nach streng unterschiedener Register von Tönen, der sogenannten Brusttöne und Falsettöne. Die Brusttöne sind im allgemeinen die tieferen, die Falset- oder Fisteltöne die höheren und höchsten; Töne von gewisser mittlerer Höhe können im Klange beider Register hervorgebracht werden. Auch auf dem ausgeschnittenen Kehlkopf lassen sich beide Register hervorbringen, und zwar ereignet es sich bei gewissen mittleren Spannungsgraden der Bänder, daſs bald ein tieferer Brustton, bald ein höherer Falsetton anspricht, ersterer bei starkem, letzterer bei schwachem Blasen. Bei ganz schwacher Spannung oder Abspannung der Bänder spricht unter den gewöhnlichen Verhältnissen immer nur ein Brustton, bei den höchsten Graden der Spannung immer nur ein Falsetton an, mag man stark oder schwach blasen. Nach Harless kann allerdings auch bei den höchsten Graden der Abspannung ein Fistelton erzeugt werden, aber nur, wenn dabei das eine Band etwas über die Ebene des andren emporgehoben, und das tiefer stehende ein klein wenig mehr als das gehobene gespannt wird; es fistuliert dann das höher stehende, schwächer gespannte Band. Harless ist geneigt anzunehmen, daſs zuweilen auch im Leben dieses Mittel zur Erzeugung von Fisteltönen willkürlich oder unwillkürlich angewendet werde, z. B. beim sogenannten Jodeln, bei welchem Brusttöne und höchste Fisteltöne schnell miteinander abwechseln. Es fragt sich nun: auf welchen Momenten beruht die Entstehung des einen und des andren dieser beiden so verschiedenen Klangregister? Daſs die Spannung der Bänder nur ein unwesentliches Moment ist, geht aus dem eben erwähnten Umstand hervor, daſs bei gleicher Spannung beide Register auftreten können.

Der wesentliche Unterschied im Verhalten der Bänder besteht nach LEHFELDT und MUELLER darin, daſs bei den Brusttönen die Bänder in ihrer ganzen Breite mit groſsen Exkursionen schwingen, bei den Fisteltönen dagegen nur die feinen Innenränder derselben vibrieren. In beiden Fällen schwingen die Bänder in der ganzen Länge, die Falsettöne entstehen nicht, wie die Flageolettöne der Saiten, durch Bildung von Schwingungsknoten, welche Schwingungen aliquoter Teile der Länge bedingen. Der Unterschied zwischen Saiten und Zungen in dieser Beziehung besteht nämlich darin, daſs bei letzteren die Falsettöne durch Teilung in der Breite, bei ersteren die Flageolettöne durch Teilung in der Länge entstehen. Dieser MUELLERschen Annahme haben sich die meisten angeschlossen; das Faktum, auf welches sie sich gründet, ist leicht zu bestätigen. Indessen hat RINNE gezeigt, daſs die äuſseren Partien der Stimmbänder auch bei den Falsettönen nicht vollkommen ruhen, sondern in sehr geringen, ohne weiteres nicht sichtbaren Exkursionen mitvibrieren, während der freie Rand deutlich sichtbare Exkursionen zeigt, bei den Brusttönen aber Rand- und Auſsenpartien mit sehr starken Exkursionen schwingen. Weitere durch Beobachtungen am Lebenden ermittelte Unterschiede beider Register sind die, daſs erstens bei den Falsettönen die Wände der Trachea und des Brustkorbs niemals in fühlbare Mitschwingungen geraten, zweitens bei den Falsettönen das Gefühl der Anstrengung im Kehlkopf wegfällt, welches besonders bei hohen Brusttönen einen beträchtlichen Grad erreicht; drittens, daſs bei gleicher Anfüllung der Lunge mit Luft ein Brustton von bestimmter Höhe länger ausgehalten werden kann, als derselbe Ton im Falsetregister. Aus letzterer Thatsache scheint zu folgen, daſs bei den Brusttönen dem Ausströmen der Luft ein gröſseres Hindernis entgegensteht, als bei den Falsettönen. Betrachtet man nun auch den von LEHFELDT und MUELLER angegebenen Unterschied in der Schwingungsart der Bänder bei den verschiedenen Registern als den wesentlichen, so ist damit doch keineswegs alles erklärt. Es fragt sich vor allem, auf welche Weise diese Modifikationen der Schwingung hervorgebracht werden, und hierüber läſst sich noch wenig sagen. MUELLER machte die Beobachtung, daſs man das Eintreten von Falsettönen bei höheren Spannungsgraden der Stimmbänder auf zweierlei Weise verhüten, den Umfang des Brustregisters erhöhen kann, einmal durch Verstärkung des Blasens, zweitens durch Verengerung des *aditus glottidis* auf die schon oben beschriebene Weise, im Leben durch Kontraktion der *musculi thyreoarytaenoidei.* Allein auch aus diesen Beobachtungen läſst sich, abgesehen von der Zweifelhaftigkeit der dem genannten Muskel zugeschriebenen Wirkung, kein genügender Anhaltepunkt für Beantwortung der aufgeworfenen Frage gewinnen. LISKOVIUS hat sich gegen die Annahme erklärt, daſs bei Falsettönen nur die freien Ränder schwingen, er hält dies für geradezu unmöglich, da

die Falsettöne bei stärkeren Spannungsgraden der Bänder eintreten, in diesem Zustande aber partielle Schwingungen aus physikalischen Gründen weit weniger möglich sein sollen als bei schlaffen Bändern; die mit der Spannung vergröſserte Elastizität soll die weitere Ausbreitung einer mitgeteilten Bewegung begünstigen. Dieser Einwand hält gegen den faktisch nachgewiesenen auffallenden Unterschied der Schwingungen nicht stich, er zeigt nur, wie notwendig es ist, das Moment zu finden, welches die Änderung der Schwingungen bedingt. Ganz verfehlt ist offenbar der Versuch von Liskovius, die Entstehung beider Register als lediglich von dem Spannungsgrad der Bänder abhängig darzustellen. Nach ihm sollen die Brusttöne bei vorwärts gebogenen Gieſskannenknorpeln, also erschlafften Bändern entstehen, ihre Erhöhung durch Dämpfung bewerkstelligt werden, die Falsettöne dagegen bei zurückgebogenen Gieſskannen entstehen, ihre Erhöhung durch Vermehrung der Spannung zustande kommen. Liskovius' Theorie der Brusttöne ist falsch, die angegebene Bedingung der Erzeugung von Falsettönen unmöglich aus folgenden Gründen. Erstens kann bei gleicher unveränderter Spannung bald ein Brustton, bald ein Falsetton, letzterer selbst bei abgespannten Bändern ansprechen; zweitens schlägt ein forcierter hoher Brustton im Leben oft in einen schreienden hohen Fistelton um, offenbar nicht dadurch, daſs plötzlich eine Spannung der Bänder momentan herbeigeführt wird, u. s. w. Ältere Erklärungsversuche der Fistelstimme und auch manche neuere verdienen keine nähere Berücksichtigung, weil sie entweder evident falsch sind oder jeder thatsächlichen Grundlage entbehren.

§ 158.

Die Tongebung im Leben. Klang und Höhe der Tonreihe, welche jeder Mensch im Leben auf seinem Zungeninstrument nach den erörterten Gesetzen hervorzubringen vermag, hängen wesentlich von Alter und Geschlecht ab. Die Tonreihe des erwachsenen Mannes liegt im allgemeinen beträchtlich tiefer als die des Weibes, doch so, daſs die höchsten Töne des männlichen Kehlkopfs mit den tiefsten des weiblichen zusammenfallen. Die Verschiedenheit des Klangs der männlichen und weiblichen Stimme läſst sich ebensowenig näher beschreiben, als die verschiedenen Klangarten eines Messing- und eines Saiteninstruments. Auf welche physikalische Differenzen der Klangbewegung sie zurückzuführen ist, geht aus den vorstehenden Erörterungen hervor. Der Klang der weiblichen Stimme nähert sich dem der männlichen Fistelstimme; die weibliche Fistelstimme unterscheidet sich von der Bruststimme bei weitem weniger auffallend als die männliche. Die Stimme der Knaben gleicht an Klang und Tonlage vollkommen der weiblichen, erst in der Zeit des Pubertätseintritts nimmt sie den Charakter der männlichen an.

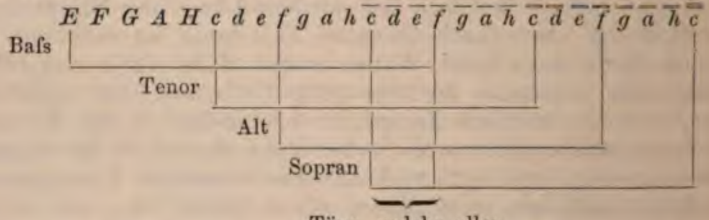
Die angegebenen Differenzen lassen sich sämtlich auf Form- und Gröfseverschiedenheiten des Stimmorgans und seiner einzelnen Teile zurückführen. Die höhere Stimmlage des weiblichen Kehlkopfs rührt lediglich von der geringeren Länge seiner Stimmbänder her. J. MUELLER hat bei einer Anzahl männlicher und weiblicher Individuen die Dimensionen der Bänder (von ihrem vorderen Endpunkt bis zum Ansatz am Vokalfortsatz) genau gemessen, und zwar einmal im maximum der Spannung, in welche sie durch Drehung des Schildknorpels versetzt werden können, und zweitens im Zustand der Ruhe, bei Abwesenheit jedes spannenden Zugs. Er erhielt folgende Resultate:

	Männer						Weiber			Kinder
in der gröfsten Spannung	21	21	25	26	23	23	16	15	16	14,5
in der Ruhe	18	16		21	19		12	12	14	10,5

Beim Manne beträgt demnach die mittlere Länge der Stimmbänder in der Ruhe $18\frac{1}{2}$ mm (nach HARLESS 17,5 mm), im maximum der Spannung $23\frac{1}{6}$ mm, beim Weibe in der Ruhe $12\frac{2}{3}$ mm (13,45 HARLESS), im maximum der Spannung $15\frac{2}{3}$ mm. Es ergibt sich hieraus, dafs die mittlere Länge der männlichen zu der der weiblichen Stimmbänder sich sowohl in der Ruhe als auch in der höchsten Spannung nahezu wie 3 : 2 verhält. Die absoluten Verlängerungswerte fallen natürlich beim Manne etwas gröfser aus, als bei der Frau. Bis zur Pubertät sind bei Knaben die Bänder sogar noch kürzer als bei erwachsenen Weibern; mit der Ausbildung der Geschlechtsreife tritt in ihrem Stimmorgan ein mächtiges rasches Wachstum ein, in dessen Gefolge die Bänder die Dimensionen des männlichen erhalten und der unter dem Namen Mutieren der Stimme oder Mauser bekannte allmähliche Übergang der hohen Tonlage und des weiblichen Klangs in die Tiefe des männlichen Klangs herbeigeführt wird. Die hohen Töne gehen schnell verloren, es treten tiefe auf, anfangs schwach und klanglos, später kräftig und sonor, in den mittleren Tönen zeigt sich häufig ein unangenehmer Wechsel zwischen männlichem und weiblichem Klang. Die hohen männlichen Töne bilden sich zuletzt aus; im Anfang führt der Versuch, sie durch übermäfsige Anspannung und Windstärke zu erreichen, häufig zu dem sogenannten „Überschlagen" in grelle hohe Fisteltöne. Tritt jene allgemeine Umgestaltung des Organismus, welche mit der beginnenden Geschlechtsthätigkeit der männlichen Keimdrüsen verbunden ist, nicht ein, werden in den Knabenjahren die Hoden wegen Krankheit oder einem religiösen Mifsbrauch zufolge entfernt, so bleibt mit jener allgemeinen Körperumwandlung, die den männlichen Typus herstellt, auch das Wachstum des Kehlkopfs und seiner Bänder aus. Der Kehlkopf und seine Bänder behalten bei Kastraten zeitlebens die kindlichen Dimensionen, und damit die Stimme auch weibliche Tonlage und weiblichen Klang. Welcher

Zusammenhang zwischen der Thätigkeit der Keimdrüsen und der Ernährung des scheinbar für das Geschlechtsleben gänzlich indifferenten Stimmorgans stattfinden möge, ist zur Zeit noch ein vollständig dunkles Rätsel.

Der Umfang der menschlichen Stimme beträgt etwa zwei Oktaven oder wenig mehr, nur in Ausnahmefällen bis zu drei Oktaven. Die Lage der Tonreihe, die absolute Höhe der von ihr umfaſsten Töne, hängt nicht allein, wie oben erörtert, von Alter und Geschlecht ab, sondern schwankt auch bei verschiedenen Individuen desselben Geschlechts in ziemlich weitem Umfange. Man bezeichnet bei Weibern die höchste Stimmlage bekanntlich als Sopran, eine mittlere als Mezzosopran, eine tiefe als Alt, bei Männern die höchste als Tenor, die mittlere als Bariton, die tiefe als Baſs. Die mittlere Tonreihe, welche jeder dieser einzelnen Stimmarten zukommt, und das Verhältnis derselben zueinander leuchtet am besten aus folgender Tabelle ein.



Töne, welche allen vier Stimmen angehören.

Die angegebenen Lagen sind nur mittlere; es kommen nicht unbedeutende individuelle Verschiedenheiten in zweierlei Sinn vor: einmal solche, die nur in einer Verschiebung der Tonreihe bestehen, zweitens aber auch Erweiterungen der letzteren nach der einen oder andren, oder nach beiden Seiten hin. Im Sopran ist z. B. ausnahmsweise $\overline{\overline{f}}$ und selbst $\overline{\overline{a}}$, im Bas $\overline{A}$ und $\overline{F}$ erreicht worden. Beim gewöhnlichen Sprechen pflegen wir uns nur der mittleren, mit der geringsten Anstrengung erreichbaren Töne unsrer Stimmlage zu bedienen und die Tonhöhe wenig zu variieren.

Die wesentlichste Anwendung der Töne unsres Stimmsorgans besteht in ihrer Verknüpfung mit Lauten zur Sprache, von der wir alsbald ausführlich handeln werden. Zuvor haben wir noch einige allgemeine, den Gebrauch der Stimme, besonders den musikalischen Gebrauch derselben, betreffende Thatsachen und Regeln kurz zu besprechen. Die einfachste Art der Tongebung bildet das Schreien und Heulen, bei welchem entweder kurz abgebrochene Töne von zufälliger, nicht beabsichtigter Höhe hervorgebracht werden, oder ein meist hoher Ton lang ausgehalten, seine Höhe aber vollständig den veränderlichen auf sie wirkenden Einflüssen, vor allem der mit der Dauer der Exspiration abnehmenden Windstärke, überlassen wird, so daſs sie nicht in bestimmten musikalischen Intervallen,

sondern successive durch alle Zwischenstufen hindurch sinkt, oder bei Verstärkung des Winds steigt. An dem Sinken ist neben der Abnahme des Exspirationsdrucks meist auch die mit der Dauer der Anstrengung durch Ermüdung der Muskeln abnehmende Spannung der Bänder Schuld.

Bei dem Gesang ist die Tongebung stets nach Höhe, Stärke und Register einer zum voraus bestimmten Absicht gemäfs eingerichtet, die Veränderung der Tonhöhe erfolgt in den musikalischen Intervallen nach den Regeln der Harmonielehre in bestimmtem Rhythmus. Es ist wunderbar, welche Fertigkeit und Sicherheit in diesem Gebrauch des Stimmorgans durch Übung erworben werden kann, welche Fertigkeit im schnellen Wechsel der Tonhöhe um jedes bestimmte Intervall, welche Sicherheit im Treffen des beabsichtigten Tons in vollkommener Reinheit.[1] Die Art und Weise, auf welche diese Vollkommenheit mehr oder weniger erreicht wird, ist dieselbe, wie sie beim Gebrauch andrer Bewegungsmechanismen schon öfters erörtert wurde. Wenn wir einen beliebigen Ton singen, werden wir uns nicht der Mittel, durch die wir ihn hervorbringen, und ihrer Gebrauchsweise bewufst; kein Laie kann direkt wahrnehmen, dafs er seine Kehlkopfbänder durch Anstrengung der Exspirationsmuskeln in Schwingungen versetzt, dafs er am Kehlkopf Muskeln besitzt, deren von ihm durch einen Anstofs des Willens hervorgerufener Kontraktionsgrad die Höhe des Tons bestimmt; es kann demnach auch nicht die Kenntnis des Mechanismus selbst seine Lehrerin im Gebrauch desselben sein. Wohl aber verbindet sich mit jeder Anstrengung der bei der Tongebung thätigen Muskeln ein Anstrengungsgefühl, ein Muskelgefühl von bestimmter Qualität und Intensität, und diese der Erinnerung eingeprägten Empfindungen in Verbindung mit den zu jeder von ihnen gehörigen Vorstellungen von der Art des Effekts, der Höhe und Stärke des Tons, sind es, unter deren Leitung wir singen lernen, genau ebenso, wie wir mit Hilfe der Muskelgefühle des Arms, der Hand und der Finger Gewichte, Entfernungen, Gröfsen erkennen lernen. Diese Erlernung wird kompliziert und erschwert, weil es sich beim Gebrauch des Stimmorgans um die Benutzung zweier Arten sich kompensierender Muskelgefühle handelt, des von der Thätigkeit der Stimmbandspanner herrührenden und des von der Anstrengung der Exspirationsmuskeln erzeugten. Da wir einen Ton von bestimmter Höhe entweder bei schwächerer Stimmbandspannung und gröfserer Windstärke, oder umgekehrt bei stärkerer Spannung und geringerer Windstärke hervorbringen können, so kommt es darauf an, für jede Tonhöhe sich gewissermafsen eine Skala verschiedener Kombinationen der zwei Anstrengungsgefühle einzuprägen. Da wir ferner einen Ton

---

[1] Methoden, die Genauigkeit des Tontreffens exakt zu bestimmen, s. bei KLUENDER, *Arch. f. Physiol.* 1879, p. 119, u. bei V. HENSEN, ebenda, p. 155.

von bestimmter Höhe mit sehr verschiedener Intensität zum Anspruch bringen können, ein Gleichbleiben seiner Höhe bei seiner Verstärkung durch Vermehrung der Windstärke aber nur dann möglich ist, wenn eine kompensierende Abspannung der Bänder in dem Maſse stattfindet, als die Zunahme des Winds den Ton zu erhöhen strebt, so wird es erklärlich, daſs das Crescendo und Decrescendo, das Anschwellen und Abschwellen eines in unveränderter Höhe auszuhaltenden Tons eine Aufgabe ist, deren Lösung eine lange Übung im Abwägen der kompensierenden Muskelaktionen nach dem Muskelgefühl erfordert. In der That finden wir daher selbst bei geübten Sängern sehr häufig mit der Verstärkung der Töne ein mehr oder weniger merkliches Detonieren verbunden. Häufiger noch tritt dasselbe auf infolge der Ermüdung der beim Singen thätigen Muskeln, welche sie unfähig macht, die beabsichtigten Kontraktionsgrade mit gleicher Leichtigkeit zu erreichen wie im unermüdeten Zustande.

J. Mueller hat am ausgeschnittenen Kehlkopf Versuche über die notwendigen Veränderungen, welche Windstärke und Spannung bei der Verstärkung eines Tons vom Piano zum Forte ohne Veränderung der Höhe erfahren müssen, angestellt. Die Veränderungen beider Momente müssen natürlich entgegengesetzt sein, die Erhöhung der Windstärke durch Abnahme der Spannung kompensiert werden. Beide verhielten sich bei dem Ton *h* wie folgt:

	in Zentimetern Luftdruck	in Loten Spannnngsgewichte
piano	9	$2^1/_4$
↓	11	$1^1/_4$
forte	13	$^3/_4$
	15	$^1/_2$
	17	$^1/_4$

Es bedarf kaum der Erörterung, daſs die Erlernung des reinen Treffens und Aushaltens der Töne in allen möglichen Intensitätsgraden als weitere unerläſsliche Bedingung einen durch Übung auſserordentlich verfeinerten Gehörssinn voraussetzt. Es ist unbedingt notwendig, daſs wir zwei Tonempfindungen noch sicher als verschieden erkennen, wenn die zugehörigen Schwingungszahlen auch nur um einen kleinen Bruchteil differieren. Erscheinen uns solche Töne als gleich, so fehlt uns natürlich der Maſsstab, nach welchem wir genau abschätzen können, ob der mit einer bestimmten Kombination von Muskelgefühlen verbundene Effekt dem beabsichtigten vollkommen entspricht oder nicht, und eine den strengsten Anforderungen der Musik entsprechende Beherrschung unsres Stimmmechanismus wird überhaupt unmöglich. Die Schuld des Detonierens liegt wahrscheinlich ungleich häufiger an mangelnder Feinheit des Gehörssinns, als an durch Übung unüberwindlicher Ungeschicklichkeit in der Benutzung der Muskelgefühle.

Es bleibt uns übrig, einige Verhältnisse der Tongebung im lebenden Stimmorgan zu betrachten, welche wir vorher am ausgeschnittenen Kehlkopf einer ausführlichen Untersuchung unterworfen

haben, insbesondere die Fragen nach den Erscheinungen der Tongebung, nach den im Leben angewendeten Mitteln zur Tonabstufung und nach dem Wesen der Register des lebenden Stimmorgans. Leider sind dies Fragen, welche weder unmittelbar aus den am toten Organ beobachteten und experimentell ermittelten Thatsachen erschöpfend und sicher beantwortet werden können noch durch die nur in beschränktem Maſse am lebenden Menschen mögliche Untersuchung genügend entschieden sind. Den umfassendsten Versuch, eine Physiologie der Stimmgebung im Leben aufzustellen, hat MERKEL unternommen; seine Darstellung ist reich an unerwiesenen und selbst offenbar verfehlten Hypothesen, zum Teil irrigen Interpretationen richtiger eigner und fremder Beobachtungen. Manche wichtige Belehrung verdanken wir dem Kehlkopfspiegel durch GARCIA und CZERMAK. Über die Erscheinungen, welche am lebenden Menschen während der Stimmgebung in allen möglichen Modifikationen sich zeigen, entnehmen wir aus MERKELS u. a. Darstellung folgendes. Spricht man bei geschlossenem Munde einen tiefen (möglichst dem natürlichen Zustand der Stimmbänder entsprechenden) Brustton piano an, so steigt der Kehlkopf beim Eintritt des Tons etwas nach oben, die beiden Schildknorpelflügel scheinen sich etwas zu nähern (*m. laryngo-pharyngeus*); die Bedeckung des Schildknorpelausschnitts bläht sich etwas auf. Wird der Ton länger gehalten, so nähert sich das Zungenbein etwas dem Kehlkopf. Erhöht man den Ton unter gleichen Verhältnissen allmählich, so steigt der Kehlkopf allmählich höher (*mm. hyothyreoidei*) und tritt mehr vor; der vom Unterkiefer umgrenzte Raum wölbt sich nach unten, die untere Kehlfurche rückt etwas herab und vorwärts. Aus dem Umstand, daſs man bei gleich tiefer Inspiration einen tieferen Ton kürzere Zeit als einen höheren aushalten kann, schlieſst MERKEL, daſs bei letzterem die Stimmritze enger sein müsse. Es verengt sich auſserdem mit dem Steigen des Tons der Raum zwischen Schild- und Ringknorpel. Läſst man den Ton allmählich fallen, so sinkt der Kehlkopf ohne merkliche Änderung seines Abstands vom Zungenbein, am stärksten bei den tiefsten Tönen. Der ganze Umfang seiner Auf- und Abbewegung während der Änderung der Tonhöhe vom tiefsten bis zum höchsten im Brustregister piano ansprechbaren Ton beträgt bei MERKEL 16—18‴; indessen kann man willkürlich innerhalb gewisser Grenzen das Steigen und beziehentlich Sinken des Kehlkopfs hemmen. Läſst man den piano eingesetzten Ton allmählich schwellen, so steigt der Kehlkopf mit dem Zungenbein allmählich herab, und beim Decrescendo wieder herauf. Ist der Kehlkopf schon beim Einsatz des Tons durch Inspiration sehr herabgezogen, so vertieft er seinen Stand beim Crescendo nicht wesentlich, steigt aber beim Decrescendo in die Höhe. Die Bewegungen des Kehlkopfs ändern sich mannigfach bei Konkurrenz verschiedener entgegengesetzt oder gleichartig auf seinen Stand einwirkender Momente. Auf die

von Merkel aus den äuſseren Erscheinungen an Hals, Brust und Unterleib erschlossenen Kombinationen der Respirationsmuskelthätigkeiten unter verschiedenen Bedingungen können wir hier nicht eingehen. Die Erscheinungen ändern sich in mehrfacher Beziehung, wenn die Tongebung bei geöffnetem Munde erfolgt, besonders aber bei Anwendung der verschiedenen von Merkel am lebenden Körper unterschiedenen Register. Setzen wir einen Brustton scharf ein, so schlieſst sich vorher die Glottis auf einen Moment; der Kehlkopf, welcher schon vorher eine der beabsichtigten Höhe und Stärke des Tons entsprechende Stellung einnimmt, erhält während des Glottisschlusses einen kleinen Ruck nach oben und vorn. Die Stellung des Kehlkopfs ist eine verschiedene, je nachdem der Ton in dem sogenannten hellen oder dunklen Timbre (Garcia) angegeben wird: bei dem gewöhnlichen dunklen Timbre entspricht seine Stellung der bei geschlossenem Munde zu beobachtenden, beim hellen Timbre stellt er sich im allgemeinen höher. Bei geöffnetem Mund bedarf es einer komplizierten Muskelthätigkeit zur Fixierung und beziehentlich Bewegung gegen den selbst erst zu fixierenden Unterkiefer. Das Verhalten des Kehlkopf- und Zungenbeinstands beim Steigen und Fallen, An- und Abschwellen des Tons ist wie bei geschlossenem Munde. Blickt man in den geöffneten Mund, so sieht man nach Garcia den Zungenrücken bei tiefen Tönen sich heben, bei hohen sich senken und aushöhlen, das Gaumensegel dagegen umgekehrt bei tiefen Tönen sich senken, bei hohen sich heben, so daſs bei den tiefsten Tönen der gehobene Zungenrücken mit dem Zäpfchen in Berührung kommt. Daſs die Stellung des Gaumensegels auſserdem von dem Vokalklang, welcher dem Stimmbänderton gegeben wird, abhängt, daſs es sich am wenigstens bei *a*, am höchsten (bis zur wagrechten Stellung) bei *i* erhebt (Czermak), werden wir noch besonders besprechen. Die Beobachtung der Stimmritze und der sie umgrenzenden Gebilde mit dem Kehlkopfspiegel ist nur bei höheren Brusttönen in beschränktem Maſse gestattet, weil, wie schon Garcia beschrieb und Czermak bestätigte, bei den tieferen Brusttönen der Kehldeckel so tief herabgeneigt ist, und die aneinander gelegten Gieſskannen mit ihren Spitzen so weit sich unter ihn neigen, daſs von den Stimmbändern und der Stimmritze zwischen ihnen nichts zu sehen ist. Bei höheren Brusttönen richtet sich der Kehldeckel so weit auf, daſs man den hinteren Teil der Stimmritze überblickt, während das vordere Ende derselben noch immer von dem Kehldeckel und selbst wenn derselbe ganz aufgerichtet ist, von dem vorspringenden Wulst an der Basis seiner Innenseite verdeckt ist. Das Verhalten der Stimmbänder und Stimmritze unter diesen Umständen haben wir oben in Fig. 194. p. 383 nach Czermak dargestellt. Garcia beobachtete, daſs bei den tiefsten Tönen, bei denen die Glottis zu sehen ist, die Band- und Knorpelränder der Glottis ihrer ganzen Länge nach schwingen, bei den mittleren die hinteren

Enden der Vokalfortsätze, und bei den höchsten Tönen die ganzen Vokalfortsätze sich aneinanderlegen, während zugleich mit dem Steigen des Tons der von den oberen Stimmbändern begrenzte Raum sich verengt. Die wichtigsten Erscheinungen bei der Fistelstimme sind folgende. Wir schicken voraus, daſs die dem Falsetregister angehörigen, durch ihren bekannten Timbre mehr oder weniger auffallend von dem Brustregister sich unterscheidenden Töne etwa ebensoviel Stufen umfassen als das Brustregister, ihr Bereich aber etwa eine Oktave höher liegt als dieses, so daſs bei einem Umfang der Stimme von zwei Oktaven die mittleren Töne im Umfang von einer Oktave beiden Registern angehören, beliebig mit Brust- oder Falsetstimme angegeben werden können. Beim Brustregister sehen wir den Kehlkopf mit der Veränderung der Tonhöhe je nachdem eine Strecke unter seinen gewöhnlichen Standpunkt herabsinken oder über denselben hinaufsteigen. Die Bewegungen des Kehlkopfs beim Falset sind denen beim Brustregister analog, erreichen aber nur den halben Umfang in der Art, daſs derselbe nicht unter den gewöhnlichen Ruhestandpunkt heruntersinkt, dagegen denselben Hochstand wie beim Brustregister erreicht. Man kann indessen Fisteltöne auch bei willkürlich tiefgestelltem Kehlkopf erzeugen; nach GARCIA sollen diese Töne von andrem Klang (dunklem Timbre) sein, als die bei hohem Kehlkopfstand erzeugten (helles Timbre). Ein Hauptunterschied der Phänomene der Brust- und Fistelstimme ist nach MERKEL der, daſs bei letzterer der Kehlkopf während des Crescendo eines Tons steigt, während er beim Brustregister fällt. Die Organe des Munds und Schlunds verhalten sich nach GARCIA beim Falsetregister ziemlich ebenso wie bei der Bruststimme, nach MERKEL dagegen in mehrfacher Beziehung abweichend. Nach ihm zieht sich bei Erhöhung der Fisteltöne der Schlundkopf, sowie der hintere Gaumenvorhang, zusammen, das Zäpfchen hebt sich und verkürzt sich allmählich bis zum Verschwinden, daher bei längerem hohen Fistulieren das Zäpfchen anschwillt und schmerzhaft wird. Ferner ist zu bemerken, daſs tiefe Fisteltöne nicht so lange als tiefe Brusttöne ausgehalten, nur piano angegeben und nicht geschwellt werden können, ohne in die korrespondierenden Brusttöne überzugehen.

Viele Gesanglehrer unterscheiden neben dem Falsetregister noch eine sogenannte Kopfstimme; es liegt jedoch keine irgend physiologisch brauchbare Charakteristik dieses Registers vor. MERKEL unterscheidet weiter ein Kehlbaſsregister, umfassend die tiefsten Töne des Brustregisters und die nächsten darunter liegenden Stufen, verschieden in seinem Mechanismus von dem Strohbaſsregister. Es wird das Kehlbaſsregister erzeugt bei stark gesenktem Kopfe (so daſs der Kehlkopf, der etwa seinen natürlichen Stand über dem Brustbein behält, nahe zur Mundhöhle zu stehen kommt), stark vorwärtsgezogenem Zungenbein und möglichst an das Zungenbein angezogenem Schildknorpel, stark kontrahierten Seitenmuskeln des Halses. Vor Einsatz des Tons wird tief inspiriert. Die Töne klingen dumpf und rauh, ähnlich den Strohbaſstönen. Das Strohbaſsregister ist nach MERKEL nichts Andres als die

Fortsetzung des Brustregisters mit hellem Timbre nach unten; letzteres geht bei Vertiefung des Tons über eine gewisse Grenze in ersteres ohne merklichen Unterschied über. Die äufseren Erscheinungen sind folgende. Der Kehlkopf stellt sich höher als bei dem entsprechenden Brustton, sinkt mit der Vertiefung des Tons weit weniger herab als beim Brustregister, scheint überhaupt durch seine Stellungsänderung gar nicht tonabstufend zu wirken; mit der Vertiefung des Tons rückt das Zungenbein immer näher an den Kehlkopf, die Menge der in gegebener Zeit exspirierten Luft nimmt ab, die Glottis verengt sich mehr und mehr, während beim Brustregister die exspirierte Luftmenge mit der Vertiefung des Tons zunimmt.

Der Mechanismus der verschiedenen Register, zunächst der wirklich begründeten, d. i. des Brust- und Falsetregisters, ist am lebenden Organ so wenig oder noch weniger geklärt als am toten; die bekannten Erscheinungen bieten keine genügende Unterlage für die Theorie.

Von einem Versuch, alle die mannigfachen, teils rein empirischen, teils theoretisch begründeten Regeln der Gesanglehre auf physiologische Sätze zurückzuführen, müssen wir hier absehen. Wir schliefsen mit J. MUELLER die Lehre von der Stimme mit der Bemerkung, dafs das menschliche Stimmorgan in jeder Beziehung das bei weitem vollkommenste musikalische Instrument ist.

Anhangsweise nur wenige Bemerkungen über gewisse Töne, welche nicht durch Schwingungen der Stimmbänder des Kehlkopfs, sondern am Ausgang des Ansatzrohrs erzeugt werden, von den sogenannten Mundtönen des Menschen. Bei dem Schnarchen ist es das Gaumensegel, welches durch den Luftstrom in tönende Schwingungen versetzt wird. An dem vorderen Ausgang der Mundhöhle, der Lippenöffnung, können auf zweierlei Weise Töne hervorgebracht werden, erstens Zungentöne, von trompetenartigem Klang, und zweitens die Pfeiftöne. Erstere entstehen, indem durch Muskelwirkung den aneinanderliegenden Lippenrändern ein gewisser Grad von Spannung gegeben wird, so dafs der Luftstrom, indem er sich mit Gewalt eine enge Ausgangsspalte zwischen ihnen bahnt, sie, wie die gespannten Zungen des Kehlkopfs, in tönende Schwingungen versetzt. Die Höhe der Töne hängt auch hier teils von dem Grade der Tension, welche die Lippen erhalten, teils von der Gewalt des Luftstroms ab, wie ein jeder an sich bestätigen kann, drittens aber auch, wie MUELLER ermittelt hat, von der Länge eines vor den Lippen angebrachten Ansatzrohrs In gleicher Weise können auch die Ränder der Afteröffnung beim Durchbruch der Darmgase in tönende Schwingungen geraten. Auf wesentlich verschiedene Art entstehen die klangreichen Töne des Pfeifens, deren Höhe bekanntlich in weitem Umfange variiert werden kann, und zwar von manchen Personen mit eben so grofser und gröfserer Schnelligkeit und Sicherheit, als beim Zungenwerk des Kehlkopfs. Die Pfeiftöne sind Lufttöne, bei welchen also Schwingungen der Luft, nicht der Lippen als Zungen, das primär Tönende sind, wie schon daraus hervorgeht, dafs die Töne in gleicher Weise zustandekommen, wenn man zwischen die Lippen eine in der Mitte durchbohrte Korkscheibe einfügt. Als Ursache der Tonentstehung betrachtet man die Reibung der Luft an den Wänden der engen Lippenöffnung.[1] Wodurch diese Reibung periodisch unterbrochen wird, was für die Tonbildung *conditio sine qua non* ist, hat man noch nicht sicher nachweisen können; indessen liegt die Vermutung ziemlich nahe, dafs die Unterbrechung des Luftstroms in ähnlicher Weise durch die Elastizität der Lippenränder wie nach W. WEBER bei Zungenpfeifen durch

---

[1] CAGNIARD-LATOUR, *Journ. de physiol.* 1830. T. X. p. 170.

die Elastizität der Zungen bedingt werde. Die Mundhöhle spielt bei dem Mundpfeifen die Rolle einer Labialpfeife und verhält sich zu der Lippenöffnung als Mundstück, wie das Windrohr bei Zungenpfeifen. Die Schwingungen der von der Mundhöhle begrenzten Luftsäulen wirken bestimmend auf die durch Reibung in der Lippenöffnung erzeugten Luftschwingungen, während umgekehrt letztere die stehenden Schwingungen in der Mundhöhle erst hervorrufen. Mit dieser Theorie im Einklang stehen die empirisch ermittelten Gesetze der Höhenveränderung der Pfeiftöne. Bei gleicher Lippenöffnung und unveränderten Dimensionen der Mundhöhle erhöht die Verstärkung des Blasens den Ton. Bei gleicher Windstärke wird der Ton erhöht erstens durch Verengerung der Lippenöffnung, zweitens durch Lageveränderungen der Zunge, welche die Dimensionen der Mundhöhle verkleinern. Bekanntlich lassen sich auch beim Einziehen der Luft durch die verengte Lippenöffnung Pfeiftöne hervorbringen; dieselben entstehen auf dieselbe Weise, wie die durch Ausstofsen der Luft erzeugten; die Mundhöhle vertritt dann die Stelle eines Ansatzrohrs.

VON DER SPRACHE.

§ 159

Die Sprache[1] besteht aus einer nach bestimmten Regeln erfolgenden Verbindung der im Kehlkopf erzeugten Töne mit Lauten oder Geräuschen, welche an verschiedenen Stellen des Ansatzrohrs beim Durchgang der Luft hervorgebracht werden. Bestimmte Kombinationen solcher Art, oder bestimmte Reihen derselben bilden die Wörter. Die Verbindung der Laute mit Kehlkopftönen bildet die laute Sprache, deren wir uns gewöhnlich bedienen, sämtliche Laute können aber auch ohne gleichzeitige Tonbildung hervorgebracht und zu Wörtern verbunden ausgesprochen werden und bilden so die heimliche, leise oder Flüstersprache (*vox clandestina*). Einzelne Laute können überhaupt nie mit Kehlkopftönen verbunden werden, bleiben auch bei der lauten Sprache stumm, andre sind nur schwer mit der Stimme zu verbinden. Geht durch Krankheiten des Kehlkopfs die Stimme verloren, so bleibt die Sprache erhalten, aber natürlich nur als leise Sprache. Die als Laute bezeichneten Geräusche, welche der Exspirationsstrom (oder auch der Inspirationsstrom) im Ansatzrohr unsers Stimmorgans erzeugen kann, sind mannigfacher Art, nicht alle möglichen Geräusche werden in der Sprache verwendet, die verschiedenen Sprachen haben einen Teil der

---

[1] Allgemeine Arbeiten über die Physiologie der Sprache: KEMPELEN, *Mechanismus d. menschl. Sprache nebst Beschreibung seiner sprechend. Maschine.* Wien 1791. — C. MAYER, MECKELs *Arch.* 1826. p. 188. — WILLIS, POGGENDORFFs *Annal. d. Physik.* 1832. Bd. XXIV. p. 397. — WHEATSTONE, *London and Westminster Review.* 1837. Octob. — PURKINJE, *Forschungen über die Physiol. der menschl. Sprache.* Krakau 1836. — J. MUELLER, *Hdb. der Physiol.* 4. Aufl. Coblenz 1844. Bd. II. p. 229. — E. BRUECKE, *Wiener Stzber.* Math.-natw. Cl. 1849. Bd. II. p. 181; *Grundzüge der Physiol. u. Syst. d. Sprachlaute.* Wien 1856, u. *Wiener. Stzber.* Math.-natw. Cl. 1858. Bd. XXVIII. p. 63. — LUDWIG, *Lehrb. d. Physiol.* Leipzig. 2. Aufl. 1858. Bd. 1. p. 584. — BRUCH, *Zur Physiol. d. Sprache.* Akad. Einladungsschr. Basel 1854. — C. L. MERKEL, a. a. O. s. dieses Lehrb. p. 373, u. *Physiol. d. menschl. Sprache.* Leipzig 1866. — M. MUELLER, *Vorles. über die Wiss. der Sprache*, deutsch von C. BOETTGER, II. Ser. Leipzig 1866. — SIEVERS, *Grundz. d. Lautphysiologie* etc. Leipzig 1876.

Laute gemeinsam, andre eigentümlich. Die Untersuchung der Lautbildung mufs eine doppelte sein, erstens eine physiologisch-mechanische, welche die verschiedenen Formen und Bewegungen der einzelnen Teile des Ansatzrohrs bei den verschiedenen Lauten zu eruieren hat, zweitens eine rein physikalische, welche die akustischen Vorgänge bei denselben, die Natur der Geräusche, zu erforschen hat.

Die Lösung der oben gestellten Aufgaben hängt selbstverständlich von der Vollkommenheit der uns zu Gebote stehenden Untersuchungsmethoden ab. Welche Vorteile hier der Kehlkopfspiegel und unter Umständen die Ausbeutung einzelner pathologischer Fälle gewährt, in welchen durch operative Eingriffe verborgen gelegene Teile der Sprachwerkzeuge, z. B. das *velum palatinum*, leicht zugänglich gemacht worden sind, bedarf keiner Auseinandersetzung. Ebenso ist klar, dafs die Erkenntnis des Sprachmechanismus umsomehr an Tiefe gewinnen mufs, in je gröfserem Umfange es gelingt, die in Betracht kommenden mechanischen und akustischen Verhältnisse graphisch zu fixieren. Von Muskelbewegungen sind bisher auf solche Art nur diejenigen des *velum palatinum* und der Lippen verzeichnet worden, die des *velum palatinum* in einem chirurgischen Operationsfalle, welcher die Applikation eines kleinen Hebelapparats auf die obere Fläche des weichen Gaumens gestattete[1], die der Lippen mittels eines überall anwendbaren von MAREY[2] konstruierten Apparats. Derselbe stellt im wesentlichen eine Zange mit federnden Armen dar, welche zwischen die Lippen genommen werden und sich beim Schliefsen derselben einander nähern, beim Öffnen wieder voneinander entfernen.

Bei dieser Bewegung wird der Kautschukverschlufs einer kleinen Metallbüchse bald einwärts gedrückt bald emporgezogen, die Luft in derselben also bald verdichtet bald verdünnt. Da die Metallbüchse ihrerseits aber durch einen Gummischlauch mit einer zweiten ganz gleich beschaffenen kommuniziert, deren Kautschukmembran in schon früher (Bd. I. p. 73) geschilderter Weise mit einem feinen Fühlhebel verbunden ist, so werden sich die Dichtigkeitsschwankungen der Luft auf die zweite Kautschukmembran übertragen und durch entsprechende Exkursionen des Hebels zum Ausdruck bringen müssen, letztere endlich graphisch nach bekannten Methoden verzeichnet werden können.

Um die Luftvibrationen der Sprachlaute dem Auge sichtbar zu machen, eventuell aufzuschreiben, stehen zwei Verfahren zu Gebote. Das eine ist von R. KOENIG[3] angegeben und beruht auf der schon einmal von uns (Bd. II. p. 252) verwerteten Erfahrung, dafs Gasflammen sehr empfindliche Signale für Schallschwingungen werden, wenn man die letzteren dem luftförmigen Brennstoffe der ersteren durch Vermittelung einer gespannten Membran zuleitet. Den wesentlichsten Teil des KOENIGschen Apparats bildet eine kleine Gaskammer, deren Boden aus einer elastischen Membran hergestellt ist, und deren feste Seitenwandungen in zwei Röhren auslaufen, die eine zur Verbindung mit der Gasleitung bestimmt, die andre mit einem Gasbrenner versehen. Diese Vorrichtung ist mit ihrer Bodenfläche in das offene Ende eines Kautschukschlauchs eingefügt, dessen andres ebenfalls offenes Ende mit einem Metalltrichter kommuniziert. Zündet man das durch den Brenner ausströmende Gas an und betrachtet alsdann das Flammenbild in einem rotierenden Spiegel, so erscheint das letztere zunächst in einen gleichmäfsig konturierten Lichtstreif ausgezogen, dagegen in Form einer breiten Wellen- oder Zickzacklinie, wenn man entweder in den Schalltrichter sei es hineinspricht, sei es hineinsingt oder denselben auf

[1] GENTZEN, *Beobacht. am weichen Gaumen nach Entfernung einer Geschwulst in der Augenhöhle.* Dissert. Königsberg 1876.

[2] MAREY, *Physiol. expérim., Travaux du laboratoire de M. MAREY.* Année 1876. Paris 1876. p. 119.

[3] R. KOENIG, POGGENDORFFs *Annal. d. Physik,* 1872. Bd. CLXVI. p. 161.

den während der Phonation vibrierenden Schildknorpel aufsetzt. Form und Folge der Linienzacken variieren dabei in charakteristischer Weise mit der Tonhöhe und mit der Beschaffenheit der Laute. Um das jedesmal gewonnene Bild zu Papier zu bringen, bedarf es indessen eines geschickten Zeichners oder eines geschulten Photographen. Diese Komplikation ist lästig und das Bemühen MAREYS, eine Methode zur direkten Aufzeichnung der Schallschwingungen zu ersinnen, daher überaus verdienstvoll. Sein Verfahren ist bisher allein zur graphischen Fixierung der bei der Phonation stattfindenden Vibrationen des Schildknorpels in Gebrauch gezogen worden[1] und kommt darauf hinaus, durch diese Vibrationen einen konstanten elektrischen Strom, welcher den Elektromagneten eines sogenannten DESPRETZschen Stromsignals umfliefst, abwechselnd schliefsen und öffnen zu lassen. Die Schwankungen, welche die Kraft des Elektromagneten hierbei nach bekannten physikalischen Prinzipien erfährt, lösen ähnlich wie beim WAGNERschen Hammer der Induktionsapparate Bewegungen einer leichten Metallfeder aus und können mithin ohne Schwierigkeiten auch zu graphischem Ausdruck gebracht werden. Dafs man endlich auch die ganze Summe der beim Sprechen erzeugten Luftschwingungen auf vibrierende Platten und mit Hilfe eines Elektromagneten auf einen zweiten und auf eine zweite gleichartige Platte zu übertragen vermag, lehrt das BELLsche Telephon, dessen Zusammensetzung hier als bekannt vorausgesetzt werden darf.

Es handelt sich zunächst darum, ein passendes Einteilungsprinzip für die mannigfachen Geräusche zu suchen; viele der früher zur systematischen Ordnung der Laute benutzten Unterscheidungsmomente sind entweder fälschlich als solche aufgefafst, oder nicht wesentlich, oder haben nur für einen Teil der Laute Geltung. Selbst die herkömmliche Einteilung in Vokale und Konsonanten hält einer strengen Kritik wenigstens bei der allgemein üblichen Abgrenzung dieser Lautklassen nicht stich; es gibt keine den sogenannten Vokalgeräuschen gemeinsame Eigenschaft, welche sie wesentlich von sämtlichen Konsonanten (sobald man *m*, *n* und *ng* zu diesen rechnet) unterschiede und daher diesen als besondere Klasse gegenüberzustellen rechtfertigte. Nach einigen wären die Vokale in jedem Falle reine Produkte der Stimme, eigentlich nur Stimmbändertöne mit gewissen durch Formverhältnisse des Ansatzrohrs erzeugten Klangmodifikationen. Es gäbe mithin keine stummen Vokale, wohingegen die Konsonanten sämtlich stumm ausgesprochen werden könnten. Dies ist sicher falsch. Wir können zwar, sobald wir durch den Mund exspirieren, keinen Stimmbandton hervorbringen, ohne dafs er den Klang eines Vokals annimmt, d. h. mit einem Vokal sich verbindet, durchaus aber nicht umgekehrt keinen Vokal angeben, ohne dafs sich Stimmbandtöne damit vereinigen. J. MUELLER hat eine zwischen beiden Ansichten gewissermafsen vermittelnde aufgestellt, indem er behauptet, dafs die Vokale zwar stumm, ohne Stimmbändertöne verlautbart werden können, aber doch in der Stimmritze durch das Vorbeiströmen der Luft an den nicht tönenden Bändern erzeugt werden, während alle Konsonantengeräusche

[1] MAREY, a. a. O. p. 116.

ausschliefslich im Ansatzrohr entstehen; allein auch dieser Unterschied trifft nicht für alle Konsonanten zu. Nicht weniger unzulänglich erweisen sich bei genauerer Prüfung die noch übrigen Einteilungsversuche der Laute. Wie schon angedeutet, gibt es Laute, welche mit Stimme verbunden werden können, und andre, welche stets, auch bei tönender Sprache, stumm bleiben, nichtsdestoweniger kann das letztere Verhalten nicht als ein wesentliches, den Geräuschen an sich eigentümliches Merkmal aufgefafst werden. Man hat ferner die Laute gesondert in solche, welche nur während eines Moments durch plötzliche Stellungsveränderung der beweglichen Teile des Ansatzrohrs hervorgebracht werden können, das sind jene Geräusche, welche beim Durchbruch des Exspirationsstroms durch einen plötzlich sich eröffnenden Ausweg entstehen, und in solche, welche während der Ausatmung dauernd ausgehalten werden können, das sind alle jene Geräusche, welche während des Durchströmens der Luft durch einen Kanal von bestimmter Form entwickelt werden. Gegen diese Einteilung läfst sich nichts einwenden, es ist ihr ein richtiges und wesentliches Unterscheidungsmoment zu Grunde gelegt. Endlich hätten wir noch diejenigen Systeme zu erwähnen, in welchen die Laute nach den bei ihrer Entstehung hauptsächlich beteiligten Organen abgetrennt sind, in Lippen-, Zungen-, Gaumen-, Kehl-, Zahn- und Nasenlaute. Auch dieses Einteilungsprinzip hat indessen seine mifslichen Seiten, es gibt Laute, bei welchen es schwer ist, ein Organ zu bezeichnen, welches als das wichtigste der gleichzeitig aktiven Werkzeuge betrachtet werden darf, wie z. B. bei den sogenannten Vokalen. Es stimmen daher auch die verschiedenen Ordnungsversuche nach diesem Prinzip nicht völlig untereinander; ja man ist schon darüber nicht einig, wie viel Klassen zu bilden sind, welche Organe also überhaupt als wesentlich die Natur der Geräusche bestimmende angesehen werden dürfen. Die einen unterscheiden nur Gaumen-, Zungen- und Lippenlaute, die andern alle oben genannten Klassen. BRUCH hat die Widersprüche, welche die Einteilung nach Organen mit sich bringt, auf folgende Weise zu beseitigen gesucht. Ausgehend von dem richtigen Vordersatz, dafs alle Geräusche vom Durchgang der Luft durch verschieden gestaltete Öffnungen oder Kanäle der Luftwege herrühren, dafs es also weniger auf die aktive Thätigkeit einzelner Sprachorgane, als auf die dadurch herbeigeführte gegenseitige Stellung derselben ankommt (was freilich nicht ganz auf die Durchbruchslaute pafst), sucht er zu beweisen, dafs im Ansatzrohr drei Stellen vorhanden sind, an welchen Verschlufs oder beträchtliche Formveränderungen durch aktive Teile möglich sind. Er unterscheidet demnach drei Thore: das erste liegt im Rachen, zwischen Zungenwurzel und weichem Gaumen, von den Gaumenbögen begrenzt; dieses Thor kann durch die Muskeln des weichen Gaumens und der Zungenwurzel erweitert, verengt und in doppelter

rt geschlossen werden, erstens durch senkrechte Einstellung des eichen Gaumens, so dafs dem Luftstrom der Eintritt in die undhöhle verwehrt wird, zweitens durch horizontale Lagerung des aumensegels, so dafs der Luft der Eintritt in die Nasenhöhle verperrt wird. Das zweite Thor wird durch die Mundhöhle bis zu en Zähnen gebildet, es stellt einen spaltförmigen Kanal dar, welcher urch die Bewegungen der Zunge in mannigfacher Weise umgeformt, n verschiedenen Stellen verengt, erweitert und geschlossen werden ann. Das dritte Thor bildet die Mundöffnung, welche je nach er Stellung der Lippen bald eine Querspalte, bald eine weite oder nge, runde oder trichterförmige Öffnung darstellt, bald gänzlich gehlossen werden kann. Wir wenden uns zur speziellen Betrachtung er einzelnen Laute und ihrer Entstehungsweise, und beginnen nach erkömmlicher Weise mit den sogenannten Vokalen.[1]

Die mechanischen Bedingungen der Vokalerzeugung, die zu rer Hervorbringung erforderlichen Form- und Längenverhältnisse es Ansatzrohrs sind in ihren Hauptpunkten durch WILLIS und urch BRUECKE geklärt, die akustische Theorie der Vokale aber, enn auch zuvor von WHEATSTONE richtig angedeutet, ist in erhöpfender Weise erst durch HELMHOLTZ festgestellt worden. Das Vesentliche läfst sich in folgenden Sätzen zusammenfassen. Der harakter der Vokale beruht auf einer bestimmten, durch ie Resonanz des Ansatzrohrs bedingten Klangfarbe. Bei er lauten Sprache entsteht ein bestimmter Vokalklang dadurch, afs von den in dem Klang der schwingenden Stimmbänder entaltenen Teiltönen einzelne durch Resonanz in der Mundhöhle verärkt werden, und zwar diejenigen, welche den der Mundhöhle je ach ihrer Form, Länge und Breite zukommenden Eigentönen entrechen oder nahe kommen. Die genannten Verhältnisse der Mundöhle, folglich auch ihre Eigentöne, differieren für die verschiedenen okale, sind aber für jeden bestimmten Vokal konstant und von der Iöhe des Grundtons der Stimmbänder unabhängig; es betrifft daher ie für den Vokalklang charakteristische Resonanzverstärkung stets artialtöne des Bänderklangs von nahezu konstanter absoluter Iöhe, aber sehr verschiedener Ordnungszahl zum Grundton des Klangs. Bei der leisen oder Flüsterstimme, bei welcher die timmbänder nicht in tönender Schwingung sich befinden, ist es das eim Durchströmen des Atems durch die verschieden geformte Stimmritze und das Ansatzrohr erzeugte Reibungsgeräusch, velches durch die Resonanz in letzterem die für die verschiedenen Vokale charakteristische Klangfärbung erhält; es wird die Mundhöhle

---

[1] DONDERS, *Arch. f. d. holländ. Beitr. zur Naturw. u. Heilk.* 1857. Bd. I. — HELMHOLTZ, benda. p. 354; *Gel. Anz. d. Bayr. Akad. d. Wiss.* 1859. No. 67—69; *Die Lehre von den Tonmpfindungen.* 4. Aufl. Braunschweig 1877. p. 168. — CZERMAK, *Wiener Sitzber.* Math.-natw. Cl. 857. Bd. XXIV. p. 4, ebenda 1858. Bd. XXIX. p. 173 u. 557, 1865. Bd. LII. Abth. 2. p. 623; *Der ehlkopfspiegel u. seine Verwerthung.* 2. Aufl. Leipzig 1863. — WHEATSTONE, a. a. O.

gleichsam wie eine Orgelpfeife vom Atem angeblasen und verstärkt wiederum die ihren Eigentönen entsprechenden Töne des Geräusches durch Resonanz.

Untersuchen wir zunächst die in der Gestalt des Ansatzrohrs liegenden mechanischen Bedingungen der Vokalbildung. Die einfachsten Verhältnisse treffen wir bei dem Vokal *a*. Derselbe spricht an, wenn die Mundhöhle die Gestalt eines vom Kehlkopf nach der Mundöffnung sich gleichförmig erweiternden Trichters annimmt, indem die Lippen weit geöffnet werden, die Zunge in natürlicher Lage flach dem Boden der Mundhöhle anliegt. Die beiden Zahnreihen sind dabei ziemlich weit voneinander entfernt; doch läſst sich ein reines *a* noch bei geschlossenen Zähnen aussprechen, wenn die Mundöffnung möglichst breit auseinander gezogen und die Lippen von den Zähnen abgehoben werden. Bruecke und Bruch haben darauf aufmerksam gemacht, daſs bei der Ansprache des *a* der Kehlkopf eine Stellungsänderung erleidet; legt man die Fingerspitze in den Raum zwischen Kehlkopf und Zungenbein, so fühlt man, daſs ersterer gegen letzteres gehoben wird, eine Lageänderung, die jedenfalls auch zur Herstellung der nötigen Form und Länge des Ansatzrohrs dient.

Der Vokal *a* geht in *o* über, sobald die Mundöffnung bei gerundeten Lippen in gewissem mittleren Grade verengt wird, das *o* geht in *u* über, wenn die runde Mundöffnung noch weiter verengt und die Mundhöhle durch Zurückziehen der Zunge die Gestalt einer Flasche ohne Hals, deren enge Öffnung der Mund darstellt, annimmt. Der Übergang von *a* in *o* ist kein plötzlicher, sondern ein allmählicher; zwischen dem reinen breiten *a* und dem *o* gibt es Übergangsklänge, für welche mittlere Weiten der Mundöffnung und wohl auch geringe Abstufungen in der Form und Weite der Mundhöhle erfordert werden. In gewissen Sprachen und Dialekten finden einzelne dieser Übergangslaute Verwendung; dahin gehört der mit *å* bezeichnete Laut der englischen Sprache, z. B. in dem Wort *not*; auch in vielen deutschen Dialekten kommen Laute vor, welche ihrem Klange nach zwischen *a* und *o* stehen.

Eine andre Reihe von Vokalen und Übergangslauten entwickelt sich aus dem *a*, wenn man bei unveränderter Weite der Mundöffnung den vorderen Teil der Mundhöhle durch Annäherung des gehobenen vorderen Teils des Zungenrückens gegen den harten Gaumen allmählich mehr und mehr verengert, während man gleichzeitig den hinteren Teil der Mundhöhle durch Einziehen der Zungenwurzel nach und nach erweitert (nicht umgekehrt, wie Max Mueller irrtümlich angibt). Die Mundhöhle nimmt hierbei die Gestalt einer Flasche mit allmählich enger werdendem Hals und weiter werdendem Körper an. Die auf solchem Wege zustande gebrachte Reihe von Vokalarten ist *a*, *ä*, *e*, *i*. Beim *ä* ist die Halsverengerung am geringsten, aber die Zurückziehung der Zungenwurzel bereits beträchtlich. Beim *i* ist der Hals am engsten und längsten, nach Helmholtz 6 cm lang. Das *e* geht

in *ö*, das *i* in *ü* über, wenn der in der Mundhöhle selbst auf die beschriebene Weise durch die Zunge gebildete Flaschenhals nach vorn durch die zusammengezogenen, zur Röhre geformten Lippen verlängert wird. Bei *ü* erhält der Flaschenhals des *i* durch diese Lippenröhre einen Zuwachs von 2 cm Länge, ist demnach 8 cm lang.

Nach den Untersuchungen von Czermak verändert der weiche Gaumen seine Lage bei Hervorbringung der verschiedenen Vokale; er konstatierte diese Lageveränderungen an den Bewegungen einer durch die Nase eingeführten, mit dem Gaumen in Berührung gebrachten Zeigersonde. Es wechselt nach Czermak erstens die Neigung des Gaumensegels und damit die Höhe, in welcher dasselbe die Rachenhöhle nach oben absperrt, in der Art, daſs es bei *a* am meisten geneigt ist, bei *i* am höchsten, nahezu horizontal steht. Zweitens ändert es den Grad seiner Anspannung und damit die Dichtigkeit des Verschlusses der Nase, so daſs derselbe bei *i* am festesten, bei *a* am unvollkommensten ist. Durch die Nasenhöhle während des Angebens von Vokalen eingeführtes Wasser floſs bei *i* nicht in den Rachen ab, brach aber jedesmal durch, sobald *a* angesprochen wurde. Brachte Czermak der Reihe nach die Vokale *i*, *u*, *o*, *e*, *a* hervor, so erfolgte der Wasserdurchbruch zuweilen schon bei *e*, sicher bei *a*.[1] Wird die Nasenhöhle bei der Aussprache der Vokale nicht mehr oder weniger abgesperrt, sondern durch Herabhängen des Velum freie Kommunikation der Nasen- und Rachenhöhle hergestellt, so erhalten die Vokale durch die Resonanz der Nasenluft einen eigentümlichen Timbre, den „Nasenklang“, welcher zur regelmäſsigen Verwendung in der französischen Sprache kommt (*on*, *un*). Daſs es sich dabei wirklich nur um die Resonanz in der Nasenhöhle, nicht etwa um ein beim Durchströmen der Luft durch dieselbe erzeugtes Geräusch handelt, erhellt am besten aus der Thatsache, daſs der Nasentimbre am schärfsten hervortritt, wenn die Nase verstopft ist, oder wir durch Zuhalten der Nasenlöcher die Luft am Durchströmen verhindern.

Schuh und Gentzen, welche Gelegenheit hatten, Patienten näher zu untersuchen, denen der weiche Gaumen von auſsen und oben her durch operative Eingriffe freigelegt und somit der direkten Beobachtung zugänglich gemacht worden war, beschreiben das Verhalten desselben während der Phonation abweichend von Czermak. Nach Schuh wird der weiche Gaumen bei Angabe des *a* nicht ganz, bei Angabe aller andern Vokale mehr oder weniger über die Horizontale erhoben, am meisten bei *i*, in etwas geringerem Grade bei *u*, noch weniger bei *o* und *e*. Gentzens Beobachtungen stimmen mit denjenigen Schuhs in betreff der Vokale *a*, *e*, *o* überein, nicht dagegen für *i* und *u*, bezüglich deren er gerade das umgekehrte, Herabsinken des Gaumensegels unter die Horizontalstellung, konstatierte. Sehr bemerkenswert ist ferner noch das Verhalten der Pharynxwand. Nach Gentzens Wahrnehmung verengt sich bei der Aussprache aller Buchstaben mit Ausnahme von *m* und *n* der Schlundkopfkanal in der Höhe des harten Gaumens beträchtlich, und zwar sowohl in der Querrichtung, wobei sich die hintere Pharynxwand der Länge nach faltet, als auch

[1] Vgl. A. Hartmann, *Ctrbl. f. d. med. Wiss.* 1880. p. 274, dessen Wahrnehmungen manches Übereinstimmende bieten.

der Tiefe nach durch Entwickelung eines horizontal verlaufenden nach vorn vorspringenden Querwulstes. Mit PASSAVANT, welcher diese Prominenz der hinteren Rachenwand während der Phonation schon früher wahrgenommen und auf die Kontraktion des *musculus constrictor pharyngis superior* bezogen hatte, zählt daher auch GENTZEN diesen Muskel den Artikulationsmuskeln zu.[1]
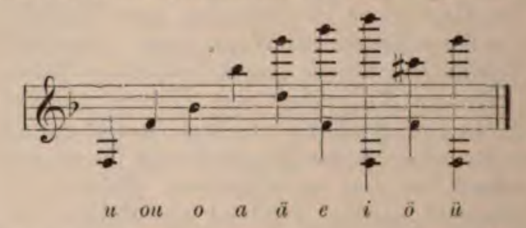
Die oben kurz vorausgeschickte akustische Theorie der Vokale ist auf folgende Unterlagen gegründet. Die ersten thatsächlichen Beweise für die Abhängigkeit des Vokalcharakters von den Dimensionen des Ansatzrohrs hat WILLIS durch Versuche mit künstlichen Zungenpfeifen geliefert. Es gelang ihm, durch allmähliche Verlängerung eines über einer membranösen Zunge angebrachten cylindrischen Ansatzrohrs den Klang derselben so zu ändern, dafs er nacheinander den Charakter von *i, e, a, o, u* annahm. Er berechnete aus den für die verschiedenen Vokale gefundenen Längen des Ansatzrohrs die entsprechenden Tonhöhen; die so für die Vokale *a, å, o* von ihm erhaltenen charakteristischen Tonhöhen stimmen gut mit den HELMHOLTZschen Bestimmungen; warum es WILLIS nicht gelang, die Tonhöhen für *ä, e* und *i* richtig zu bestimmen, wird sich aus den folgenden Erörterungen ergeben. Wenn aus diesen Versuchen bereits mit Sicherheit folgte, dafs der Vokalcharakter zu dem veränderlichen Eigentone des Ansatzrohrs in Beziehung steht, so war es doch falsch, daraus weiter zu schliefsen, dafs es allein der Ton der Stimmbänder sei, welcher auf diese Weise den Vokaltimbre erhalte. Diese besonders von BRUECKE vertretene Anschauung ist zuerst durch DONDERS widerlegt worden, namentlich durch folgenden Versuch. Blies er die Ansatzstücke, welche in Verbindung mit einer durchschlagenden Zungenpfeife deutliche Vokale gaben, isoliert an, so erschienen dieselben Vokale fast mit gleicher Deutlichkeit, ebenso wie bei der Flüstersprache, welche ja unleugbar deutliche Vokale ohne Stimmbändertöne besitzt. DONDERS hat gerade an diesen Vokalen der Flüstersprache nachgewiesen, dafs für jeden derselben die Mundhöhle auf einen Ton von bestimmter, bei Frauen, Kindern und Männern gleicher Höhe abgestimmt sei, dessen Höhe nicht verändert werden kann, ohne dafs der Vokalklang solche Abänderungen erfährt, wie sie die verschiedenen Dialekte zeigen. Die „dominierenden“ Töne sind nach DONDERS für die verschiedenen Vokale folgende: für den Vokal *a* der Ton $\overline{b}$, für *o*: $\overline{d}$ ($\overline{es}$), für *u*: $\overline{f}$; für *e* fand er zwei dominierende Töne, deren höchster $\overline{\overline{c}}$ oder $\overline{\overline{cis}}$ ist, den dominierenden Ton von *i* gibt er als $\overline{f}$ an, den von *ü* als $\overline{a}$. Wir werden bald sehen, dafs diese Bestimmungen nicht ganz richtig sind; teils hat sich DONDERS bei der unsicheren Bestimmung mittels des unbewaffneten Ohrs in der Oktave einzelner Töne geirrt (z. B. den dominierenden Ton *a* eine Oktave zu tief angegeben), teils,

[1] Vgl. PASSAVANT, *Über d. Verschliefsung des Schlundes beim Sprechen.* Frankfurt a/M. 1863. — MICHEL, *Berlin. klin. Wochenschrift.* 1875. p. 559 u. 576. — SCHUH, *Wiener med. Wochenschrift.* 1858. p. 33. — GENTZEN, *Beobacht. am weichen Gaumen nach Entfernung einer Geschwulst in der Augenhöhle.* Dissert. Königsberg 1876.

ie beim *i*, die Existenz zweier dominierender Töne übersehen. anz richtig dagegen hat er bereits erkannt, dafs die dominierenden öne in unveränderlicher Konstanz auch bei der lauten Sprache ben den Grundtönen der Stimmbänder von wechselnder Höhe stehen bleiben.

Eine nach allen Richtungen erschöpfende akustische Vokal-eorie verdanken wir, wie gesagt, HELMHOLTZ; derselbe hat nicht lein mit genaueren Methoden auf analytischem Wege richtig die n Vokalcharakter bestimmenden Eigentöne des Ansatzrohrs fest-stellt und die akustischen Bedingungen ihrer Entstehung ermittelt, ndern auch auf synthetischem Wege durch künstliche Zusammen-tzung der Vokale aus diesen charakteristischen Tönen den eviden-sten Beweis für die Richtigkeit der Theorie geliefert. Nachdem ELMHOLTZ durch Untersuchung mit Resonatoren gefunden, dafs von n Obertönen der menschlichen Zungenklänge immer nur einzelne und ar verschiedene bei den verschiedenen Formen der Mundhöhle trächtlich verstärkt werden, während die übrigen, bei freien Zun-n deutlich wahrnehmbaren, mehr oder weniger zurücktreten, hat er zu-chst die Resonanz der Mundhöhle, d. h. die Tonhöhe, auf welche e in ihr enthaltene Luftmasse bei ihren verschiedenen Formen gestimmt ist, genau festgestellt, indem er aus einer Reihe ver-hieden gestimmter Stimmgabeln diejenige heraussuchte, deren Ton, enn sie vor die Mundöffnung gehalten wurde, sich am beträcht-chsten verstärkte. Es ergab sich, dafs die Tonhöhe stärkster Re-nanz der Mundhöhle lediglich von dem Vokal abhängt, für dessen ildung die Mundhöhle geformt ist. Diese Eigentöne der Mund-öhle sind, wie schon DONDERS nach seiner Methode gefunden, die eichen bei Männern, Frauen und Kindern, wechseln aber bei den erschiedenen Änderungen der Klangfarbe, mit welcher ein und der-lbe Vokal in verschiedenen Dialekten ausgesprochen wird. Bei en Vokalen *u*, *o* und *a* fand sich nur ein Eigenton mit starker esonanz. Stellt die Mundhöhle eine weite halslose Flasche mit nger Mündung dar, ist sie also für die Bildung des *u* gesteilt, so t der Eigenton ihrer Luftmasse *f*; führt man sie aus dieser orm in die dem *o* entsprechende über, so steigt der Eigenton all-ählich durch ein *u* mit hellerer Resonanz und dem Eigentone $\overline{f}$, elches von HELMHOLTZ mit der französischen Bezeichnung *ou* ver-ehen wird, zu dem reinen *o* mit dem Eigentone $\overline{b}$; führt man sie us der *o*-Form in die *a*-Form über, so steigt die Resonanz noch öher und entspricht bei dem norddeutschen reinen *a* dem Ton $\overline{\overline{b}}$, ei dem schärferen englischen *a* sogar $\overline{\overline{\overline{d}}}$. Wie sich bei Flaschen it engem Hals zwei Eigentöne finden lassen, deren einer der Luft-asse des Bauchs, der andre derjenigen des Halses zugehört, benso kommen auch der Mundhöhle, wenn sie diese Form bei der Bildung der Vokale *ä*, *e*, *i* annimmt, zwei Eigentöne zu, deren

tieferer, ihrem hinteren erweiterten Teil, deren höherer dem halsförmig verengten vorderen Teil zugehört. Je weiter der Bauch, desto tiefer der tiefere Ton, je enger der Hals, desto höher der höhere Ton. Die beiden Töne ergaben sich für *ä* als $\overline{d}$ und $\overline{g}$ (bis $\overline{\overline{as}}$), für *e*: $\overline{f}$ und $\overline{\overline{b}}$, für *i*: *f* und $\overline{\overline{d}}$. Derselben Umstände halber finden sich auch zwei Eigentöne für *ö* und *ü*, und zwar für *ö*: $\overline{f}$ und $\overline{\overline{cis}}$, für *ü*: *f* und $\overline{\overline{g}}$. In Noten zusammengestellt sind also die Eigentöne der Mundhöhle für die verschiedenen Vokale folgende:



Dafs es nun diese Eigentöne, auf welche die Luftmasse bei den verschiedenen Vokalstellungen abgestimmt ist, wirklich sind, welche den charakteristischen Klang gesprochener oder gesungener Vokale bedingen, ist von HELMHOLTZ auf doppeltem Wege erwiesen worden. Einmal hat er durch die Untersuchung mit den Resonatoren (und, wo diese nicht ausreichen, mit dem unbewaffneten Ohr) festgestellt, dafs, wenn eine menschliche Stimme, männliche oder weibliche, auf einen beliebigen Grundton einen der Vokale singt, von den in der Klangmasse enthaltenen Obertönen stets nur diejenigen wesentlich verstärkt erscheinen, welche den oben für den betreffenden Vokal bezeichneten Mundtönen entsprechen oder nahe liegen, während alle übrigen mehr oder weniger gedämpft werden um so mehr, je enger die Mundhöhle vorn durch die Lippen oder die Zunge geschlossen ist. Zweitens hat er aus jenen charakteristischen Tönen die Vokale künstlich zusammengesetzt.

Zur Wiederholung des Resonatorenversuchs eignet sich folgendes von HELMHOLTZ herausgewählte Beispiel. Wenn man eine Resonanzkugel, welche auf $\overline{b}$ abgestimmt ist, ans Ohr setzt und von einer Bafsstimme auf einen der harmonischen Untertöne dieses $\overline{b}$, also auf *b* oder *es* oder *B* oder *Ges* oder *Es* nacheinander die verschiedenen Vokale singen läfst, so wird man den Ton des Resonators auf den Vokal *o* mächtig ins Ohr schmettern hören, noch mäfsig stark bei einem scharfen *ä* oder einem Übergangslaut zwischen *a* und *o*, schwächer bei *a*, *e*, *ö*, am schwächsten bei *u* und *i*. Nimmt man den auf $\overline{b}$ abgestimmten Resonator, so erscheint sein Ton am mächtigsten auf den Vokal *a*. Ein System abgestimmter Resonatoren stellt auch ein Klavier dar. Dasselbe eignet sich daher auch, wie ein trefflicher, ebenfalls von HELMHOLTZ angegebener Versuch lehrt, den Vokalklang durch Resonanz der in einem gesungenen Vokal enthaltenen charakteristischen Töne objektiv wiederzugeben. Singt man gegen den Resonanzboden des Klaviers bei aufgehobenem Dämpfer auf einen bestimmten Ton (am besten einen solchen, von welchem die charakteristischen Vokaltöne harmonische Obertöne sind), nacheinander die verschiedenen Vokale

so klingen dieselben mit vollkommen deutlicher Klangfarbe aus dem Klavier nach, indem diejenigen Saiten in starke Mitschwingungen geraten, deren Töne in der Klangmasse des gesungenen Vokals besonders verstärkt enthalten sind. Wiederum kann man mit bewaffnetem oder unbewaffnetem Ohre diese Töne leicht aus dem Nachklang herausfinden.

Zur künstlichen Zusammensetzung der Vokalklänge bediente sich HELMHOLTZ eines Systems von Stimmgabeln, welche auf den Grundton B und dessen harmonische Obertöne $b\ f\ \bar{b}\ \bar{d}\ \bar{f}\ \overline{as}\ \bar{\bar{b}}\ \bar{\bar{d}}$ abgestimmt waren. Jede dieser Stimmgabeln war zwischen die Schenkel eines kleinen Elektromagneten so gestellt, dafs jede Zinke der ersteren mit ihrem oberen Ende einem Pole des letzteren nahe stand. In die Drahtwindungen jedes dieser Elektromagneten konnten mit Hilfe einer hier nicht näher zu beschreibenden sinnreichen Vorrichtung intermittierende elektrische Ströme geschickt werden, die Zahl dieser Einzelströme in gegebener Zeit entsprach genau der Schwingungszahl der tiefsten Stimmgabel B, also 120 in der Sekunde. Durch jeden solchen Einzelstrom wurde das Eisen des Elektromagneten magnetisch und wirkte anziehend auf die Zinken der Stimmgabeln. Auf solche Art konnten letztere in anhaltende gleichförmige Schwingungen versetzt werden, indem die des tiefsten B während jeder Schwingung einmal, die des folgenden b bei jeder zweiten Schwingung, die von $\bar{b}$ bei jeder vierten Schwingung u. s. w. von den Polen des Elektromagneten vorübergehend angezogen wurden. Vor jeder Stimmgabel befand sich eine auf ihren Ton abgestimmte Resonanzröhre, welche mit ihrer Mündung der schwingenden Stimmgabel möglichst genähert werden konnte und so den an sich kaum hörbaren Ton der Gabel durch Resonanz beträchtlich verstärkte; dadurch, dafs mittels eines verschiebbaren Deckelchens die Mündung in jedem beliebigen Grade sich öffnen liefs, konnte die Verstärkung des Tons in weitem Umfang abgestuft werden. Mit Hilfe dieses Apparats ahmte HELMHOLTZ die Vokalklänge künstlich nach, indem er neben der Grundtongabel diejenigen andern Gabeln mehr oder weniger verstärkt mittönen liefs, deren Töne in der entsprechenden Stärke den natürlichen Vokalklang charakterisieren, soweit dieselben in dem Stimmgabelsystem vertreten waren. Da dies nicht der Fall war für die hohen charakteristischen Töne von *e* und *i*, so liefsen sich diese Vokale nicht deutlich herstellen. Der Grundton des Systems für sich gab *u*, doch ein viel dumpferes, als das der menschlichen Stimme, dessen charakteristischer Ton *f* nicht B ist. Am besten liefs sich *o* wiedergeben, wenn neben dem etwas geschwächten Grundton stark der charakteristische Oberton desselben $\bar{b}$ und schwach b, $\bar{f}$ und $\bar{d}$ ertönten. Mit einem andren System von Gabeln, in welchem b der Grundton und auch die höheren Obertöne $\bar{\bar{d}}\ \bar{\bar{f}}\ \overline{\overline{as}}$ und $\bar{\bar{b}}$ vertreten waren, liefsen sich auch *a* und *ä* und mit annähernder Deutlichkeit selbst *e* herstellen.

Einfacher gelingt die Ermittelung der die Vokalklänge bestimmenden Konsonanztöne der Mundhöhle nach dem folgenden von FUCHS[1] beschriebenen Verfahren. Man befestigt das passend aus Glas oder Horn geformte Ansatzstück eines dünnen Kautschukschlauchs in dem äufseren Gehörgange des einen Ohrs und führt das offene Gegenende des Schlauchs in den Mund. Das zweite Ohr wird entweder durch einen Pfropfen aus angefeuchtetem Seidenpapier verstopft oder, wenn man über eine Gabelröhre verfügt, ebenfalls, wie das erste, mit der Mundhöhle verbunden. Erteilt man jetzt der letzteren die dem Vokale A entsprechende Form und schlägt mit den höchsten Tönen der Skala beginnend die verschiedenen Tasten eines gut gestimmten Klaviers nacheinander an, so funktioniert die Mundhöhle wie ein dem Ohre angesetzter Resonator.

In einem der von FUCHS ausgeführten Versuche erfolgte die Resonanzerregung durch den ersten Partialton in dem Intervall von $\bar{b}$ bis $\bar{g}$, stark bei $\overline{gis}$ und $\bar{a}$, schwach bei $\bar{g}$ und $\bar{b}$; in der eingestrichenen Oktave wurde

---

[1] FR. FUCHS, POGGENDORFFs *Annal.* 1884. N. F. Bd. XXI. p. 513.

sie am deutlichsten bemerkt bei $\overline{a}$, dessen zweiter, und bei $\overline{d}$, dessen dritter Partialton $\overline{a}$ ist. Von den tieferen Seitenklängen der ungestrichenen und noch mehr der grofsen Oktave nahmen alle die Klangfarbe des Vokals A an, wie sich daraus erklärt, dafs sie alle einen oder mehrere dem Eigenton der Mundhöhle nahe liegende Partialtöne besitzen. An einem andren Klaviere fand sich das Maximum der Mundhöhlenresonanz in Übereinstimmung mit den Angaben von HELMHOLTZ bei $\overline{b}$, an einem dritten gleich stark ausgesprochen bei $\overline{a}$ und $\overline{b}$.

Aus diesen Bedingungen des Vokalklangs erklärt sich die bekannte Erfahrung, dafs zur Hervorbringung desselben nicht jeder Ton der musikalischen Skala geeignet ist. Nach den Beobachtungen von HELMHOLTZ[1] klingen die Vokale am besten auf diejenigen Grundtöne an, welche entweder den charakteristischen Vokaltönen selbst entsprechen oder etwas tiefer als letztere liegen, oder auch im Verhältnis des ersten bis zweiten Obertons zu letzteren stehen, der Vokal *u* z. B. bei Männern am besten auf *f*, *e*, *d* oder *F*. Sehr schwach wird die charakteristische Resonanz dagegen, wenn der Eigenton der Mundhöhle sei es in der Mitte des Intervalls zwischen den Grundton der Stimme und dessen höhere Oktave fällt, sei es um mehr als eine Quinte tiefer als jener Grundton ist.

Über die Entstehung des Reibungsgeräusches im Kehlkopf, welches bei der Flüstersprache die Stelle der Kehlkopftöne vertritt, indem es durch die Resonanz der Mundhöhle den Vokalklang erhält, verdanken wir CZERMAK die genauesten Aufschlüsse. Wie bereits früher erörtert, bildet die Stimmritze beim ruhigen Atmen eine weite rautenförmige Öffnung, indem die Giefskannenknorpel mit nach vorn divergierenden Vokalfortsätzen auseinandergerückt sind. Durch die so beschaffene Stimmritze strömt der Atem entweder geräuschlos aus oder kann bei verstärktem Exspirationsdruck durch Reibung der Luft ein einfaches hauchendes Geräusch erzeugen, welches CZERMAK als „erstes und einfachstes Lautelement" mit dem Namen des „einfachen Hauchs" bezeichnet. Dieser einfache Hauch ist nach ihm in seiner Entstehung wesentlich verschieden von den Reibungsgeräuschen der sogenannten *h*-Laute, welche beim Flüstern die Stelle der Kehlkopftöne vertreten, und kann nicht, wie MAX MUELLER behauptet, durch Verstärkung des Exspirationsdrucks in einen *h*-Laut übergeführt werden. Die Reibungsgeräusche der *h*-Laute und der Flüsterstimme entstehen ausschliefslich durch Reibung der Luft in einem verengten Teil des Kehlkopfs. Art und Grad der Verengerung, welche dieselben bedingen, können jedoch nach CZERMAK verschieden sein. Entweder wird die Stimmritze in ihrer ganzen Länge durch Gegeneinanderrücken der inneren Ränder und Vokalfortsätze der Giefskannenknorpel in einen mehr oder weniger engen Spalt verwandelt; das so gebildete Geräusch ist stets

[1] HELMHOLTZ, *Die Lehre von den Tonempfindungen*. 4. Aufl. Braunschweig 1877. p. 183 fg. — F. AUERBACH, POGGENDORFFs *Annal. der Physik*. 1877. Supplementband VIII. p. 177.

schwaches, da es nicht erheblich durch Verstärkung des Respi-
ionsdrucks gesteigert werden kann, ohne in einen Bänderton um-
chlagen. Bei stärkerem Atemdruck wird ein verstärktes Reibungs-
äusch dadurch erzeugt, dafs durch Einwärtsdrehung der Stimm-
sätze der Giefskannenknorpel der hintere, zwischen letzteren be-
lliche Teil der Glottis als besondere dreieckige Öffnung von dem
deren, der eigentlichen Bänderglottis, geschieden wird. Das in diesem
teren Glottisteil erzeugte Reibungsgeräusch kann dadurch noch
ter verstärkt werden, dafs durch Niederdrücken des Epiglottis-
lstes auf die oberen Stimmbänder und Anlegen seines oberen Teils
die auseinander klaffenden Spitzen der Giefskannen eine Art
hre gebildet wird, durch welche die Luft bei gesteigertem Druck
einem sehr scharfen blasenden Geräusch ausströmt. Jedes dieser
hr oder weniger scharfen Reibungsgeräusche kann in der Sprache als
aut verwendet werden, sie entsprechen der Lautbezeichnung, welche
Griechen unter *spiritus asper*, rauhem Atem, verstanden. Soll
der lauten Sprache ein *h*-Laut einem Vokallaut vorausgeschickt
rden, so wird eben, während die Glottis aus ihrer Rautenform in
zur Tonbildung erforderlichen engen Spalt übergeht, der Atem
er Druck durch dieselbe getrieben und erzeugt jenes schwache
eräusch, welches unmittelbar in den lauten Vokal überspringt,
ald der Ton anspricht. Oder es wird die zuletzt beschriebene
tere Enge zur Bildung des *h* verwendet, und in diesem Fall
n nach Czermak das *h*-Geräusch neben dem Stimmbänderton,
cher in der Bänderglottis gebildet wird, fortbestehen, obwohl
rdings die Bänder schwerer zum Ansprechen zu bringen sind,
n der hintere Teil der Glottis nicht möglichst verengt oder ge-
lossen ist. Bei der Flüstersprache kann das *h*-Geräusch als selb-
ndiger Laut nicht fortbestehen, indem es selbst durch die Reso-
z der Mundhöhle den Klangcharakter dieses oder jenes Vokals
ehmen mufs.

Es ist vielfach darüber diskutiert worden, was unter dem *spiritus lenis*,
chen die alten Griechen dem mit unsern *h*-Lauten identischen *spiritus asper*
enübersetzten, zu verstehen sei. Gerade in neuerer Zeit sind zwei sich
roff widersprechende Ansichten darüber laut geworden. Max Mueller be-
ptet, dafs während der *spiritus asper*, das *h*, bei weit offenstehender Glottis
ch einen hastig verstärkten Exspirationsdruck erzeugt werde, unter *spiritus*
is, „sanftem Atem", das leise Ausströmen des durch die verengte
ttis zurückgehaltenen Atems zu verstehen sei; eben die Verengerung der
mmritze soll dem Atem seine Schärfe nehmen. Als zweiten wichtigen Unter-
ied gibt Mueller an, dafs der *spiritus asper* niemals zum Tönen zu bringen
wohl aber der *spiritus lenis*. Es sei im allgemeinen zwischen beiden der-
be Unterschied, welcher bei andern Lauten mit dem Namen hart und weich,
mm und tönend, *tenuis* und *media* bezeichnet werde. Diese Auffassung ist
Czermak mit vollstem Recht bekämpft worden. Der *spiritus asper* entsteht,
eben erörtert wurde, entschieden nicht bei erweiterter Stimmritze, sondern
im Gegenteil durch eine Verengerung derselben bedingt. Der *spiritus lenis*
nach Czermak ein explosives Geräusch, welches entsteht, wenn zur Bil-
ng eines Vokals die vorher geschlossene Stimmritze plötzlich vom

Luftstrom durchbrochen wird. Bei der lauten Sprache geht dieses explosive Geräusch unmittelbar in den Ton der zur Tongebung eingestellten Stimmbänder über, bei der Flüstersprache in das oben charakterisierte Reibungsgeräusch, welches in der irgendwie hergestellten Enge des Kehlkopfs entsteht. Sprechen wir also in der Flüstersprache *ha*, so liegt beiden Lauten dasselbe Geräusch, der *spiritus asper*, zu Grunde, dem *h*-Laut entspricht nur der verstärkte Anfang desselben; sprechen wir dagegen *a*, so beginnen wir mit dem explosiven *spiritus lenis* und lassen demselben den *spiritus asper* unter Herstellung der für die *a* Bildung nötigen Mundhöhlenform folgen.

Die sogenannten Diphthonge entstehen, wenn wir, während ein Stimmbandton oder das Reibungsgeräusch der Flüstersprache gleichmäfsig fortdauert, die Mundhöhle aus der für einen Vokal angenommenen Form in die für einen andren erforderliche überführen. Lassen wir die für *a* angenommene Form in die für *i* notwendige übergehen so entsteht der Diphthong *ai*; bei dem Übergang aus der *a*-Form in die *u*-Form entsteht *au*, bei dem Übergang von der *e*-Form in die *u*-Form oder richtiger die *ü*-Form entsteht *eu* u. s. w.

Die Konsonanten sind sämtlich Geräusche, welche dadurch entstehen, dafs der Exspirationsstrom an irgend einer Stelle des Ansatzrohrs, sei es an den Lippen, oder innerhalb des Mundkanals, oder am Rachenthor, eine bestimmt geformte Verengerung oder eine gänzliche Verschliefsung vorfindet. Alle diese Geräusche können selbständig, unabhängig von Stimmbänderklängen angegeben werden; die meisten lassen sich mit letzteren verbinden, einige bleiben immer „stumm“, d. h. können nicht mit Kehlkopftönen verbunden werden. Wir benutzen zu ihrer Erläuterung die Einteilung nach dem Ort der Verengerung oder des Verschlusses, bei welchen sie entstehen, in Lippen-, Zungen- und Rachenlaute, ohne jedoch etwa auf diese Einteilung einen grofsen Wert zu legen.

1. Lippenlaute. Hierher gehören drei Gruppen von Konsonanten: a. Geräusche, welche bei geschlossener Mundöffnung angegeben werden: *m*; b. solche, welche beim Durchbruch der Luft durch die vorher geschlossenen Lippen, oder beim plötzlichen Abbruch der Verschliefsung derselben entstehen: *b*, *p*, und c. solche, welche beim Durchströmen der Luft durch die besonders geformte und verengte Ausgangsöffnung der Mundhöhle erzeugt werden: *f*, *v*, *w*.

Das *m*, und ebenso die andern zwei sogenannten Nasenlaute oder „Resonanten“ (BRUECKE) *n* und *ng*, sind in betreff der Bedingungen ihrer Bildung und ihres akustischen Charakters strenggenommen richtiger den Vokalen als den Konsonanten zuzugesellen. Denn auch ihr Wesen beruht auf dem Vorhandensein einer eigentümlichen Klangfarbe, welche die Töne der Stimmbänder oder das Reibungsgeräusch der Flüstersprache durch die Resonanz des Ansatzrohrs erhalten. Während aber bei den eigentlichen Vokalen die Nasenhöhle mehr oder weniger abgesperrt ist der Atem durch den offenen Mund ausströmt und die charakteristische Resonanz nur in der Mundhöhle stattfindet, ist bei den sogenannten

[N]asenlauten die Mundhöhle vorn mehr oder weniger nahe dem Rachen [a]bgesperrt, der Exspirationsstrom entweicht durch die Nasenhöhle, [z]u welcher durch die Stellung des weichen Gaumens der Zugang [e]röffnet ist, und als Resonanzräume wirken gemeinschaftlich die [N]asenhöhle und die geschlossene Mundhöhle, die ganze Mundhöhle, [w]enn der Verschlufs an den Lippen bei flach am Boden anliegender [Z]unge stattfindet (*m*), oder nur der hintere in den Rachen aus[l]aufende Teil derselben, wenn der Verschlufs innerhalb der Mundhöhle [d]urch Andrücken der Zunge an den harten Gaumen hergestellt ist [(*n*]). Das Gaumensegel bleibt, wie GENTZENS direkte Beobachtungen [a]n dem schon früher (p. 425) erwähnten Krankheitsfalle lehren, bei [A]ussprache von *m* und *n* ganz unbewegt. Eine so genaue akustische [A]nalyse der Resonanzverhältnisse, wie wir sie jetzt für die Vokale [b]esitzen, ist für die Nasenlaute noch nicht geliefert. Selbstverständ[li]ch können die Laute *m*, *n*, *ng* nicht hervorgebracht werden, wenn [d]er Luft der Zugang vom Rachen zur Nasenhöhle unmöglich ist. [C]ZERMAK fand demgemäfs bei einem Mädchen, dessen Gaumensegel [v]ollständig mit der hinteren Schlundwand verwachsen war, Unfähig[k]eit, die Resonanten auszusprechen, sie ersetzte dieselben durch die [e]igentümlichen, ähnlich klingenden, sogenannten „Blählaute“ (PUR[K]INJE, BRUECKE).

Drängt der Exspirationsstrom unter einem gewissen Druck ge[g]en die geschlossenen Lippen, so entsteht im Moment, wo dieselben [a]useinander weichen, beim Durchbruch der Luft das Geräusch *b*, oder [*p*], wenn die Öffnung plötzlich geschieht, die Luft unter einem gröfseren [D]ruck ausgestofsen wird. Die Lippen dürfen bei der Öffnung [k]eine solche Spannung haben, dafs sie der durchbrechende Luft[st]rom in Schwingungen versetzt, in welchem Falle statt des Geräusches [*b*] oder *p* ein Zungenton in derselben Weise entsteht, wie bei dem [D]urchbruch der Darmgase durch die gespannten Ränder der After[ö]ffnung. Beide Laute können auch auf gewissermafsen entgegen[g]esetzte Weise produziert werden durch den plötzlichen Abbruch [d]es Luftstroms mittels einer raschen Verschliefsung der Mundöffnung; [d]ieses Verfahren wenden wir an, wenn sich der Laut *b* oder *p* [u]nmittelbar an einen Vokal anschliefsen soll, wie in *ab*. Folgt auf [d]as *b* wieder ein Vokal oder ein Konsonant, bei welchem die Luft [d]urch die offenen Lippen strömen mufs, so vereinigen sich gewisser[m]afsen beide Bildungsweisen des *b*, die „eruptive“ und die „pro[h]ibitive“ (BRUECKE), Schliefsung und schnelle Wiederöffnung der [L]ippen. Dafs aber die Schliefsung allein ausreicht, das charakteristische [G]eräusch *b* hervorzubringen, geht aus der Thatsache hervor, dafs [w]ir an *ab* einen Konsonanten unmittelbar anreihen können, welcher [b]ei geschlossenen Lippen erzeugt wird, wie *m*, z. B. in den Wörtern: [a]bmalen, abmessen. Es schliefsen sich dabei die Lippen, bilden da[d]urch, indem sie den *a* hervorbringenden Luftstrom plötzlich ab[s]chneiden, das *b* und öffnen sich erst wieder nach der Bildung des

m auf die oben beschriebene Weise. Wird das *b* oder das *p* durch plötzliche Öffnung des Lippenverschlusses hervorgebracht, so bleiben sie in der Regel nicht als selbständige Laute isoliert, es mischt sich ihnen ein wenn auch noch so kurzes Vokalgeräusch bei, besonders vernehmlich dem *p*, bei welchem der durchbrechende Luftstrom unter höherem Drucke steht, ein kurzes *ä* oder *e*. Gewisse Konsonanten lassen sich unmittelbar ohne zwischentretenden Vokal dem *b* oder *p* anfügen, und zwar diejenigen, für welche die notwendige Stellung der Sprachorgane bereits vor dem Durchbruch der geschlossenen Lippen hergestellt werden kann. So können wir z. B. *b* und *r* unmittelbar verbinden, nicht aber *p* und *n*, da *n* einen gänzlichen Verschluſs des Mundkanals in der Mitte erfordert, dieser aber nicht eingeleitet werden kann, während der Exspirationsstrom gegen die geschlossenen Lippen zur Bildung des *p* andrängt. Es kommt daher unvermeidlich ein kurzes *e* zwischen *p* und *n*, z. B. in dem Wort Pneumonie zum Vorschein. Ebensowenig kann *p* und *t* unmittelbar aneinander gereiht werden, wie aus den unten zu besprechenden Bildungsbedingungen des *t* einleuchten wird.

Bei der Bildungsweise des *b* und *p* bestehen, wie jeder an sich selbst wahrnehmen kann, einmal Differenzen in der Gröſse des zur Phonation verwandten Exspirationsdrucks und der Geschwindigkeit der Öffnung beziehungsweise Schlieſsung des Mundes, anderseits solche in der Breite des Lippenschlusses. Beim Aussprechen von *b* ist letztere beträchtlicher, erstere geringer als bei demjenigen des *p*. Anstatt sich mit diesen sehr augenfälligen Unterschieden zu begnügen, hat man aber mehrfach andre meist völlig unrichtige Verhältnisse zur Charakterisierung beider uns gegenwärtig beschäftigender Konsonanten herangezogen. Man hat das *b* dem *p* als weichen dem harten Laut, oder als *media* einer *tenuis*, oder als *sonans* einer *muta* gegenübergestellt. Erstere beide Bezeichnungen besagen an sich wenig oder nichts; entschieden irrig ist die Behauptung, auf welche letztere Bezeichnung sich gründet, die nämlich, daſs das *p* stets bei erweiterter Stimmritze stumm, *b* dagegen bei verengter Stimmritze in Verbindung mit einem Stimmbandton angegeben werde, und daſs derselbe Unterschied auch zwischen *d* und *t*, *g* und *k*, *f* und *w* bestehe. Es kann nicht allein *b* wie *p* stumm verlautbart werden, sondern muſs es sogar und kann absolut niemals mit einem Stimmbandton vereinigt werden, wie J. Mueller ganz richtig erkannt hat. Bei der Flüstersprache ist es auch nicht etwa das oben besprochene Reibungsgeräusch, welches, wie Bruecke meint, an Stelle des Stimmbandtons das *b* begleitet, während es beim *p* fehlt; sondern *b* ist ebenso wie *p* unter allen Verhältnissen, bei der lauten wie bei der leisen Sprache, ein selbständiges Lippengeräusch. Versuchen wir das *b* erklingen zu lassen, so tritt der Ton nicht mit dem momentanen Durchbruchsgeräusch, sondern stets erst nach demselben mit irgend einem kalcharakter hervor. Ganz einleuchtend wird die Unmöglichkeit

der Intonation bei der zweiten Bildungsmethode mit plötzlichem Abbruch eines intonierten Vokals, bei welchem das prohibitive *b* nicht notwendig von einem Vokal gefolgt wird; am evidentesten überzeugt man sich, wenn man z. B. laut: „abmalen" spricht, von der unvermeidlichen Unterbrechung des Tons während der Angabe des *b*. Es ist auch aus den Bedingungen der Bildung des *b* die Unmöglichkeit der Intonation leicht abzuleiten. Vor der Aussprache des *b* nach der ersten Methode steht der Luftstrom still, indem er einen gewissen Druck gegen die geschlossene Lippenöffnung ausübt. Im Moment der Eröffnung stürzt die zunächst hinter den Lippen befindliche Luft ins Freie und erzeugt das *b*-Geräusch; nun erst kann die übrige Luft nachrücken, der Luftstrom wieder in Gang kommen und im Kehlkopf wieder einen Ton oder ein Reibungsgeräusch erzeugen, welches daher dem Entladungsgeräusch nachfolgen muſs, nicht mit ihm synchronisch sein kann. M. MUELLER hat ebenfalls gegen die Bezeichnung von *b* als einer *sonans* sich ausgesprochen; es ist aber nicht richtig, wenn er als einzigen Unterschied zwischen *b* und *p* den angibt, daſs bei letzterem die Stimmritze weit offen stehe, bei ersterem verengt sei und durch ihre Verengerung den Atem zurückhalte; es ist dies derselbe Unterschied, welchen M. MUELLER irrtümlich zwischen *spiritus asper* und *lenis* vermutet hat.

Die dritte Gruppe von Lippenlauten sind die kontinuierlichen Blasegeräusche, welche der Atem während seines Durchströmens durch die verengte Mundspalte hervorbringt. Zur Bildung des *f* oder *v* legen wir die oberen Schneidezähne lose auf die Unterlippe, so daſs sich der Exspirationsstrom durch die kleinen zwischen den Zähnen befindlichen Spalten nach auſsen drängen muſs und dabei ein pfeifendes Geräusch verursacht. Drängt sich der Atem unter stärkerem Druck hindurch, so entsteht der rauhere Laut *f*, bei schwachem Druck der weichere Laut *v*. Andre Unterschiede vorauszusetzen, z. B. den von M. MUELLER angegebenen, daſs *f* ein modifizierter *spiritus asper* mit weit offener Stimmritze, *v* ein *spiritus lenis* mit verengter sei, liegt nicht der mindeste Grund vor. — Beide Laute können auch gebildet werden, wenn man umgekehrt die unteren Schneidezähne an die Oberlippe anlegt, indessen wenden wir diese unbequemere Methode beim gewöhnlichen Sprechen nicht an.

Das *w* ist ein Reibungsgeräusch, welches dadurch entsteht, daſs der Atem durch die zur Spalte verengte Lippenöffnung getrieben wird. Daſs *w* nicht stumm, ohne Verbindung mit Stimmbandtönen, angegeben werden könne und daher als *sonans* dem *f* oder *v* gegenüberzustellen sei, ist durchaus unrichtig. Es läſst sich dasselbe nicht allein ohne Stimmbandton, sondern sogar auch ohne das Kehlkopfgeräusch der Flüstersprache als ganz selbständiger Laut mit vollkommen charakteristischem Klange aussprechen.

2. Zungenlaute oder Mundhöhlenlaute, d. h. solche Konsonanten, welche dadurch hervorgebracht werden, daſs die Zunge

den mittleren Mundkanal zwischen Rachen- und Lippenthor an irgend einer Stelle und in irgend welcher Form für den Exspirationsstrom verengt oder verschliefst. Sie lassen sich in drei ganz entsprechende Gruppen, wie die Lippenlaute scheiden: Konsonanten, welche bei verschlossenem Mundkanal angegeben werden: *n;* Konsonanten, welche beim Durchbruch eines Verschlusses desselben durch den Exspirationsstrom oder beim plötzlichen Abbruch des letzteren durch raschen Mundschlufs entstehen: *d, t,* und Konsonanten, welche das Durchströmen der Luft durch eine verengte Stelle des Kanals hervorbringt: *s, sch, l, r, ch, j.*

Das *n* ist, wie bereits erörtert, eine Resonante wie *m*, eine Art Vokal. Zu seiner Bildung wird der Mundkanal vorn durch Anlegen des vordersten Teils des Zungenrückens an das harte Gaumengewölbe abgesperrt, das *velum palatinum* zur Eröffnung der Nasenhöhle gegen den Rachen herabgelassen, der Exspirationsstrom durch die Nasenhöhle getrieben; der angegebene Stimmbandton oder das Reibungsgeräusch der Flüstersprache erhält den *n*-Klang durch die Resonanz der Nasenhöhle und des abgeschlossenen hinteren Teils der Mundhöhle. Die Laute *d* und *t* entsprechen in jeder Beziehung den Lippenlauten *b* und *p*. Den Verschlufs bewirkt die Zungenspitze durch Anlegen an die Hinterseite der oberen Schneidezähne oder an den vordersten Teil des harten Gaumens. Ein gewaltsamer Durchbruch des unter gröfserem Druck andrängenden Luftstroms gibt den Laut *t*, bei geringerem Atemdruck erklingt *d*; eine andre Differenz existiert auch hier nicht, beide Laute sind stets stumm. Auch für sie gilt die für *b* und *p* erörterte zweite Bildungsmethode, plötzliche Abschneidung des Exspirationsstroms durch rasche Herstellung jenes Verschlusses; wir gebrauchen sie, wenn wir *d* oder *t* an einen Vokal anreihen. Auch hier bedarf es nicht der Wiedereröffnung des Verschlusses, da wir an *d* oder *t* einen Laut unmittelbar anfügen können, bei welchem derselbe Verschlufs unverändert bestehen bleibt, wie z. B. in „Ätna." Es versteht sich von selbst, dafs beim Aussprechen von *d* oder *t* die Lippen nicht geschlossen sein können, da der durch den Zungenverschlufs brechende Luftstrom einen freien Ausweg nach aufsen finden oder vorher ungehemmt sein mufs, wenn er durch Herstellung des Verschlusses zur Bildung jener Laute abgeschnitten werden soll.

Die Zahl der zur dritten Gruppe gehörigen Zungenlaute ist etwas gröfser, ihre Klangfarbe etwas mannigfacher, als bei den entsprechenden Lippenlauten der Fall war, weil bei der Länge des Mundkanals und der grofsen Beweglichkeit der Zunge Art und Form der Verengerung des ersteren vielfach modifiziert werden kann. Zur Bildung des *s* nähern wir die beiden Zahnreihen einander und bringen die Zungenspitze in dieselbe Lage, wie bei *d*, nur mit dem Unterschied, dafs sie den Zähnen oder dem harten Gaumen nicht anliegt, sondern zwischen beiden ein schmaler Spalt

bleibt, durch welchen der Luftstrom gegen die Lücken zwischen den oberen Zähnen und zwischen beiden Zahnreihen dringt und so das zischende Geräusch, welches mit *s* bezeichnet wird, erzeugt. Das *s* geht in *sch* über, sobald wir die Zungenspitze nur ein wenig nach hinten zurückziehen, oder den Spalt zwischen ihr und dem harten Gaumen dadurch nach hinten verlängern, daſs wir auch einen Teil des Zungenrückens hinter der Spitze dem Gaumengewölbe nähern. Wird der hintere Teil des Zungenrückens dem harten Gaumen bis auf einen engen spaltförmigen Zwischenraum genähert, während der Mundkanal vor und hinter dem Spalt geräumig, die Lippenöffnung weit bleibt, so erzeugt der durch jene Spalte sich drängende Atem ein Geräusch, welches für die deutsche Sprache am besten mit dem Buchstaben *j* oder *ch*, häufig jedoch in der Schrift auch durch *g* bezeichnet wird (ja, herrlich, selig). Die Klangfarbe dieses Lauts ändert sich, je nachdem der Spalt enger oder weiter, näher nach der Spitze oder näher nach der Wurzel der Zunge angebracht, der Atem unter gröſserem oder geringerem Druck durch denselben getrieben wird. Wir werden einer Modifikation dieses Lauts unter der letzten Klasse der Rachenlaute wieder begegnen.

Endlich gehören hierher noch zwei eigentümliche Laute, welche man unter dem Namen Zitterlaute von den übrigen getrennt hat: *r* und *l*. Beide haben gemeinsam, daſs sie periodisch unterbrochene Geräusche sind, dadurch erzeugt, daſs der Exspirationsstrom freibewegliche, in gewissem Grade gespannte Teile der Mundhöhle in periodische Schwingungen versetzt. Zur Bildung des *l* legen wir die Zungenspitze, wie bei der Aussprache von *d* oder *n*, fest an den harten Gaumen, eröffnen aber dem Luftstrom einen schmalen Ausweg nach vorn, zwischen den Seitenrändern der Zunge und den Innenseiten der oberen Backzähne. Die beweglichen Zungenränder geraten unter dem Druck der Luft in Erzitterungen von geringer Intensität, durch welche periodisch der Luftstrom zwar nicht unterbrochen, aber in seiner Stärke geändert wird. In dem Geräusch, mit welchem die Luft durch den beschriebenen engen Ausweg strömt, kommt dadurch jener periodische Wechsel zustande, welcher den Charakter des *l* bildet. Das schnarrende *r*-Geräusch kann durch Erzitterungen verschiedener Teile hervorgebracht werden. Bei dem reinen *r* ist es die Zungenspitze, welche vibriert; sie wird, wie zur Bildung des *d*, dem harten Gaumen genähert, durch Muskelaktion gesteift und so durch den unter stärkerem Druck gegen sie strömenden Atem in Schwingungen versetzt, welche den Luftstrom, mithin auch das von ihm beim Durchgang zwischen Zunge und hartem Gaumen erzeugte Reibungsgeräusch, periodisch unterbrechen. Die Erzitterungen sind so langsam, daſs man sie mit den Augen deutlich verfolgen, wenn auch nicht zählen kann, jedenfalls viel zu langsam, um etwa selbst einen Ton bestimmter Höhe zu erzeugen. Viel

häufiger, in gewissen deutschen Dialekten regelmäſsig, wird das *r* nicht durch Vibrationen der Zungenspitze, sondern durch solche des dem Luftstrom entgegengestellten weichen Gaumens erzeugt; damit letzterer in Schwingungen geraten kann, ist es nötig, daſs vor demselben der Mundkanal durch Hebung des Zungenrückens gegen den harten Gaumen verengt wird. Nach Bruecke und Czermak kann auch im Kehlkopf selbst ein *r* erzeugt werden, und wird dieser Laut in der niedersächsischen Sprache wirklich verwendet. Man erzeugt denselben nach Bruecke, wenn man in immer tieferen Tönen zu singen versucht, und endlich bei übergroſser Abspannung der Bänder die untere Stimmgrenze überschreitet, wo dann der Ton in jenes schnarrende Geräusch übergeht. Nach den laryngoskopischen Untersuchungen von Czermak sind es die Teile des Kehlkopfs, welche die für die Bildung des rauhen *spiritus asper* nötige Kehlkopfenge auf die früher beschriebene Art herstellen, welche im erschlafften Zustand durch den Luftstrom in Erzitterungen versetzt werden und so dieses Kehlkopf-*r* bilden. Nach Bruecke und Czermak hat der Kehlkopf auch einen eigentümlichen Verschluſslaut, welcher dem *b* der Lippen-, dem *d* der Zungen-, und dem *k* der Rachenlaute entspricht, dieser Laut wird in der arabischen Sprache verwendet und mit *hamza* bezeichnet. Nach Czermak wird dabei nicht bloſs die Stimmritze durch die aneinandergelegten Stimmbänder rasch geschlossen, sondern auch der Kehldeckel mit seinem vorspringenden Wulst fest von oben auf dieselbe herabgedrückt. Es gibt noch einen dem Zungen- oder Gaumen-*r* entsprechenden Lippenschnurrlaut, jenes mit *br* bezeichnete Geräusch, welches der Luftstrom erzeugt, wenn er, durch die geschlossenen und einigermaſsen gespannten Lippen gepreſst, dieselben in Erzitterungen versetzt und infolge davon periodische Unterbrechungen erfährt. Dieser Laut wird jedoch in der Sprache nicht verwendet.

3. Die Rachenlaute, d. h. Konsonanten, welche durch Verschluſs oder Verengerung in der Gegend des Racheneingangs des Mundkanals hervorgebracht werden. Streng genommen sind es auch Zungenlaute, da es auch hier die Zunge ist, welche durch Hebung des hinteren Teils ihres Rückens die Verengerung und den Verschluſs bewirkt. Auch die Rachenlaute zerfallen in drei analoge Gruppen, wie die ersten beiden Lautklassen. Die Resonante unter denselben ist das sogenannte Nasen-*n*, welches Mueller mit *n* oder *ng* bezeichnet, wie wir ihm z. B. im deutschen Wort „Sang" oder im französichen *un*, *son* begegnen. Seine Bildungsbedingungen entsprechen denen des *n*, nur mit dem Unterschied, daſs der resonierende Abschnitt des Mundkanals durch Anlegen des hintersten Teils des Zungenrückens an den harten Gaumen noch weiter als bei *n* verkürzt wird, während der Exspirationsstrom durch die Nasenhöhle geht. Im übrigen verweisen wir auf die bei *m* und *n* gegebenen Erörterungen. Dem *b* und *p* der Lippenlaute, dem *d* un

t der Zungenlaute entspricht das *g*, wie es im Deutschen z. B. in „Gott“ ausgesprochen wird, und das *k*, welches bei gelinderem oder gewaltsamerem Durchbruch des andrängenden Luftstroms durch den wie bei *ng* gebildeten Verschlufs oder auch beim plötzlichen Abbruch des Luftstroms durch Herstellung dieses Verschlusses erzeugt wird. Die dritte Gruppe besteht aus den bereits erwähnten Modifikationen des *ch* und des *r*. Das eigentümlich rauh klingende Rachen-*ch* wird in einigen Dialekten des Deutschen und im Holländischen regelmäfsig verwendet.

Wir haben uns bei dieser gedrängten Charakteristik der Laute im wesentlichen an die im Hochdeutschen gebräuchlichen Arten derselben gehalten: auf die mannigfachen Varietäten derselben in verschiedenen Dialekten und die spezifischen Lautverschiedenheiten fremder Sprachen einzugehen, ist Aufgabe einer speziellen Sprachwissenschaft.

VIERTES BUCH.

PHYSIOLOGIE DER ZEUGUNG.

ALLGEMEINES.

§ 160.

Unter den zahlreichen Erscheinungen des individuellen tierischen Lebens, deren Bedingungen und Gesetze kennen zu lernen und, wenn möglich, zu ergründen das schwer erreichbare Ziel der biologischen Forschung bildet, nimmt eine kleine in sich abgeschlossene und doch mit den vegetativen und animalen Leistungen des Einzelkörpers innig zusammenhängende Gruppe nicht sowohl vermöge der spezifischen Eigenart der ihr wesentlichen Prozesse als vielmehr durch die Natur ihres Endergebnisses eine ausgezeichnete Sonderstellung ein. Während die ganze übrige Reihe von Lebensvorgängen in ihrer wunderbaren Verkettung den Inbegriff des individuellen Lebens ausmacht, jedes Glied dieser Reihe für die normale Existenz des Individuums unentbehrlich ist, keines daher ohne Störung, viele von ihnen sogar nur mit gleichzeitiger Vernichtung aller übrigen ausgeschaltet werden können, haben wir es hier mit Prozessen zu thun, deren Herd und Erzeuger zwar ebenfalls der individuelle Organismus ist, deren Vorhandensein denselben sogar charakterisieren hilft, welche aber nicht dem individuellen Leben als solchem zugute kommen, sondern ausschliefslich für die Erhaltung des Lebens der Art bestimmt sind. Es sind dies die Fortpflanzungs- oder Zeugungsprozesse[1], deren Ergebnis bei vollständigem normalen Verlauf und Ineinandergreifen ihrer einzelnen Elemente die Produktion neuer Individuen aus den vorhandenen, in summa also die Erhaltung einer typischen Form von Organismen als eine kontinuierliche Reihe auseinander hervorgebildeter vergänglicher Einzelwesen ist. Das Vermögen sich zu vervielfältigen und die Unbeständigkeit der Individuen sind allen lebenden Wesen gemeinsam.

---

[1] Vgl. LEUCKART, R. WAGNERS *Hdwrtbch.* Braunschweig 1853. Art. Zeugung. Bd. IV. p. 707.

Der ewige Widerstreit beider Erscheinungen, welcher sich in einem stetigen Zerstören und Erhalten kundgibt, ist eine Thatsache, deren geheimnisvolles Dunkel noch von keinem Erkenntnisstrahl erhellt ist, deren eindrucksvolles Walten aber lediglich den Stempel eines mit unabänderlicher Notwendigkeit ablaufenden Naturgesetzes, nicht jedoch eines nach menschlichen Zweckmäfsigkeitsbegriffen eingerichteten Naturplans an sich trägt. Wie wenig wir indessen noch imstande sind den notwendigen inneren Zusammenhang zu begreifen, welcher Tod und Leben zweifellos verknüpft, geht daraus am klarsten hervor, dafs die Vergänglichkeit der Individuen selbst ein physiologisches Rätsel ist. Welche Momente es sind, die dem Ablauf der physikalisch-chemischen Lebensvorgänge eine bestimmte unübersteigliche Grenze setzen, sei es, dafs der Zeitraum zwischen Geburt und Tod nur wenige Stunden, oder ein Jahrhundert und mehr überspannt, wer vermag es zu sagen? Sind es Agenzien der Aufsenwelt, deren störende Einwirkungen sich notwendig durch stetiges Wachstum in solchem Grade summieren, dafs endlich die Kräfte des Lebens zur Überwindung derselben nicht mehr ausreichen? Oder birgt das Leben in sich selbst den Keim des Todes? Liegt in den Lebensprozessen selbst eine Quelle normaler Widerstände, physikalischer oder chemischer Schädlichkeiten, welche diese Vorgänge aufheben, sobald sie zu einer gewissen Höhe angewachsen sind? Liegt es in der Einrichtung des Organismus, dafs die materiellen Substrate nur für eine gewisse Dauer zur Unterhaltung der Prozesse, deren Vermittler sie sind, taugen, indem eine vollkommene Restitution derselben nicht möglich ist? Steht das Leben still wie die Uhr, wenn die elastische Federkraft derselben sich mit den Bewegungs-Widerständen ausgeglichen hat? Wie wir auch die Frage formulieren, welche Vermutungen wir auch in sie hineinlegen mögen, die Wissenschaft ist aufser stande, eine befriedigende Antwort darauf zu geben, und wird für eine solche erst reif sein, wenn sie eine ideale Stufe der Vollendung erreicht hat. An Versuchen, das Rätsel des Todes zu lösen, hat es selbstverständlich nicht gefehlt, aber keiner derselben hält einer genaueren Prüfung stich. Beachtenswert ist nur die Gegensätzlichkeit der Richtungen, nach welchen man den inneren notwendigen Zusammenhang zwischen Leben und Tod logisch zu entwickeln unternommen hat. So erscheint es WEISMANN[1] als möglich, dafs der Tod mindestens ursprünglich beim ersten Entstehen des Lebens auf der Erdoberfläche gefehlt und erst später zu einer Naturnotwendigkeit sich herausgebildet hätte, in keinem Falle also als notwendiger Ablaufsmoment eines auf bestimmte Zeit eingestellten Lebensmechanismus angesehen werden könne. Der Tod wäre vielmehr eine Anpassungserscheinung nach dem Nützlichkeitsprinzip, ein im Laufe der Jahrtausende erworbener nützlicher

[1] WEISMANN, *Über die Dauer des Lebens.* Jena 1882.

Besitzstand, welchen eine zwangsweise Vererbung von Generation auf Generation für alle Zukunft unveräufserlich gemacht habe. Eine zweite Ansicht[1] räumt dagegen die Notwendigkeit des Todes ein und findet die Ursache desselben in einem allen lebenden Organismen gemeinsamen Vorgange, demjenigen der Keimbildung, auf welcher die Fortpflanzung der Art beruht; das Individuum mufs sterben, weil sein Entwickelungsgang auf die stete Erneuerung seiner Art durch die Fortpflanzung gerichtet ist und in der Herstellung der dazu erforderlichen Grundbedingungen, der Zeugungselemente, den abschliefsenden Gipfelpunkt seines Daseins erreicht. Beide hier aufgeführte Auffassungen des natürlichen Todes scheinen uns unannehmbar. Die erste derselben geht von dem Gedanken aus, dafs den einzelligen Urtieren, den Protozoa, auch gegenwärtig noch ein Leben von unendlicher Fortdauer beschieden sei, weil bei diesen Geschöpfen nur eine Fortpflanzung durch Teilung stattfinde, das Muttertier folglich in seinen Nachkommen als Teilstück unsterblich fortbestehe, und schliefst, dafs die mehrzelligen Tiere, die Metazoa, welche nach der Abstammungslehre aus den Protozoa hervorgegangen sein müfsten, wegen dieser Abkunft ebenfalls ursprünglich Unsterblichkeit besessen haben müfsten, letztere daher nur im Laufe der Zeiten verloren haben könnten, weil dem Bestehen der Art der individuelle Tod nützlicher als die individuelle Unsterblichkeit gewesen wäre. Schon hiergegen ist geltend zu machen, dafs mit dem Zerfall des Muttertiers in zwei oder mehrere Individuen zugleich der natürliche Tod desselben gegeben ist, da das wesentliche Merkmal des Todes, die Vernichtung des Individuums, in der Teilung zweifellos enthalten ist. Auch die Protozoa sind mithin dem natürlichen Tode unterworfen und können also zu keiner Zeit unsterbliche Metazoa hervorgebracht haben. Ferner, und dieser von Goette richtig hervorgehobene Einwand hat eine vernichtende Kraft, setzt die hier an erster Stelle besprochene Todestheorie voraus, was sie erklären will. Damit der Tod der Art zum Vorteil gereichen könne, mufs er vor allem doch erst in Erscheinung getreten sein, die den Tod herbeiführenden Bedingungen müssen als solche mindestens in einzelnen Individuen schon vor- und ausgebildet gewesen sein, ehe sie durch Vererbung übertragen wurden und durch den Nutzen, welchen sie für das Bestehen der Art etwa hatten, Verbreitung finden konnten. Jene Bedingungen sind es aber gerade, deren Beschaffenheit ergründet werden sollte, von Weismanns Todestheorie aber nicht einmal gestreift wird. Nicht besser verhält es sich mit der von uns zuzweit erwähnten Todestheorie. Zwar ist richtig, dafs bei einer grofsen Anzahl von Tieren und Pflanzen der individuelle natürliche Tod mit der Keimbildung zeitlich zusammenfällt. Allein hiermit ist doch noch lange nicht als erwiese

[1] Goette, *Über d. Ursprung des Todes.* Hamburg u. Leipzig 1883.

zuzugeben, daſs letztere den ersteren verursacht hätte. Um unser Bedenken zu erläutern, wollen wir uns an ein konkretes Beispiel aus dem Pflanzenreiche halten. Es gibt eine Gattung von Algen (*Cladophora*), bei welcher die mikroskopische Beobachtung auſser der Zellbildung durch Querteilung noch eine andersartige kennen gelehrt hat, deren auszeichnende Merkmale darin bestehen, daſs der Gesamtinhalt der einzelnen Zellen statt durch Ausbildung einer Querwand gehälftet zu werden eine vollständige Zerklüftung in zahlreiche kleine Körperchen erfährt, welche sämtlich, durch den Besitz von je zwei schwingenden Wimperhärchen beweglich geworden, aus einer zur selben Zeit mit ihnen entstandenen Öffnung der Zellwand in das umgebende Wasser hinausgelangen, nach mehr oder weniger langem Herumschwärmen als frei bewegliche Schwärmsporen sich irgendwo festsetzen und so zur Ruhe gekommen nach und nach durch wiederholte Querteilungen zu einem vielgliederigen Zellfaden, zu einem neuen Individuum derselben Algengattung, auswachsen. Wenn irgendwo, so ist in dem eben geschilderten Vorgange das Bestehen einer innigsten Beziehung zwischen Tod und Leben vor Augen geführt, auf der einen Seite die entleerte abgestorbene Mutterzelle, auf der andren die ihrem Inhalt entsprossene Nachkommenschaft, aber weit entfernt das vermutete ursächliche Verhältnis jener beiden natürlichen End- und Anfangserscheinungen alles Lebens zu enthüllen, ergibt unser Beispiel nichts mehr und nichts weniger, als daſs Tod und Keimbildung unter Umständen einheitliche Vorgänge sein können. Der Zerfall in Schwärmsporen und die Durchlöcherung der Zellwand ist die Erscheinung des Todes selbst, und eine physiologische Erklärung dieses mithin nur denkbar, wenn es gelänge zu zeigen, woher der Lebenslauf der von uns betrachteten Algenzelle mit der beschriebenen Umgestaltung des Inhalts und der Wandung derselben enden muſste. Nicht anders sind aber auch die ähnlichen Vorkommnisse bei den höher entwickelten Tierarten (Orthonectiden, Bandwürmer, Insekten[1]) zu deuten, wo gleichfalls sei es die vollendete Keimbildung, sei es die vollzogene Begattung den Schluſsakt des Lebens bilden, keineswegs die Zerstörung desselben ursächlich bedingen. Wir wissen folglich nichts über die Ursachen des normalen Todes, die Erkenntnis des Wesens und der Bedingungen desselben, nicht jenes weit häufigeren, durch „zufällige" äuſsere Störungen herbeigeführten Todes, ist und bleibt eines der letzten höchsten Probleme der Lehre vom Leben. Bevor nicht alle Bedingungen und Gesetze des Lebens so klar vor uns liegen, daſs wir den Gang des Getriebes Schritt für Schritt vorher bestimmen, für jeden Moment des Lebens genaue Rechnung über Art und Wert seiner Bedingungen in diesem Moment ablegen können, so lange ist wenig Aussicht, daſs wir die Ursachen des Todes bis

---

[1] Vgl. WEISMANN u. GOETTE, a. a. O.

zu ihren letzten Quellen, die vielleicht schon in der Mitte, oder gar im Anfang des Lebens entspringen, zurück verfolgen können. Jetzt kennen wir noch nicht einmal den Hergang des Todes, vermögen nicht die Reihe der Erscheinungen, unter welchen das Leben erlischt, vollständig und in ihrer natürlichen, durch wechselseitige Kausalitätsverhältnisse bedingten Ordnung zu nennen. Es ist hier kein Raum, weiter auf die angeregten Fragen einzugehen; wir müssen uns begnügen, die Vergänglichkeit der Individuen als ein durch Erfahrung unzweifelhaft konstatiertes, wenn auch vorläufig unerklärtes Faktum zu betrachten. Wir fügen aber hinzu, daſs nur die Minderzahl der Individuen das mögliche Extrem der Lebensdauer wirklich erreicht. Bei der Mehrzahl wird, lange bevor die aus dem Leben selbst notwendig und gesetzmäſsig sich hervorbildenden Störungen zu einer tödlichen Höhe angewachsen sind, der Tod durch den Eingriff verschiedener äuſserer Schädlichkeiten herbeigeführt, auf die wir die Bezeichnung „zufällig“ anwenden dürfen, insofern sie nicht durch den normalen Gang des individuellen Lebens bedingt sind. Es kann nicht unsre Aufgabe sein, alle die Störungen näher zu charakterisieren, welche in unendlicher Mannigfaltigkeit Qualität und Quantität der vitalen Prozesse umgestalten und jene verschiedenen Typen abnormer Verlaufsmodifikationen des Lebens hervorbringen, welche die Pathologie als Krankheiten beschreibt und auf physiologische Gesetze zurückführen soll. Wir mögen ferner und könnten auch nicht nachweisen, wie und unter welchen Bedingungen alle diese pathologischen Störungen den „zufälligen“ Tod der Individuen herbeiführen. Ebenso weisen wir endlich nur andeutungsweise auf eine fast alle Arten lebender Wesen treffende Ursache des vorzeitigen Todes hin, auf die sogenannte „natürliche Feindschaft“, mit andern Worten, die naturökonomische Einrichtung der Ernährung von Organismen durch Organismen, der Erhaltung des Lebens durch Vernichtung des Lebens. Ein Blick auf die lange Reihe der Lebensformen vom Menschen hinab bis zu den einfachsten Gliedern zeigt uns tausendfältige Beispiele dieser regelmäſsigen massenhaften Verwendung von Individuen als Subsistenzmittel für andre, als einziges Mittel, dem durch die fortwährende Verringerung der Individuen bedingten Ausfall vorzubeugen, aber nur das Vervielfältigungsvermögen derselben. Forschen wir nun der Art und Weise nach, wie letzteres in die Erscheinung tritt, so begegnen wir zwar auch hier wieder einer groſsen Einförmigkeit der Prinzipien, treffen dagegen in der Durchführung dieser Prinzipien eine wunderbare Mannigfaltigkeit, eine höchst interessante, fast überall durchleuchtende zweckmäſsige Akkommodation an die Organisations- und äuſseren Lebensverhältnisse der zu reproduzierenden mannigfachen Lebensformen. Diese Modifikationen beziehen sich teils auf die Beschaffenheit und Bereitung des zur Herstellung neuer Individuen dienenden Materials, teils und in noch weit höherem Maſse auf den Hergang der allmählichen Umbildung

eses Rohmaterials bis zur Vollendung der neuen Organismen. Die rgleichende tierische und pflanzliche Anatomie und Physiologie hat f diesem Gebiete einen staunenswerten Reichtum von Thatsachen sammengetragen und soweit gesichtet, dafs nicht allein jene allmeinen Prinzipien sicher festgestellt und begrenzt werden konnten, ndern auch ein immer tiefer gehendes Verständnis des Wesens und r Gründe der wandelbaren Durchführungsmethoden gewonnen rden ist. Es ist hier nicht Ort und Raum, die Zeugungsarten d Einrichtungen, sowie die Baupläne und Entwickelungsschicksale rch die ganze Reihe lebender Organismen beider Reiche speziell verfolgen; auf der andren Seite ist es aber auch unmöglich, sre Betrachtung streng auf die Zeugungs- und Entwickelungslehre s Menschen und der Säugetiere einzuengen. Abgesehen davon, fs es in diesem Sondergebiet noch Lücken, die sich nur durch bstraktion aus den analogen Verhältnissen in andern Provinzen sfüllen lassen, und rätselhafte Punkte gibt, zu deren Verständnis ederum nur vergleichende Blicke den Schlüssel liefern, dafs ferner e einfacheren Verhältnisse niederer Tiere oft geeigneter sind, gesse Verhältnisse klar anschaulich zu machen, ist es auch unerläfsh, hier und da kurze Abschweifungen in diese oder jene niedrigere häre des Tierreichs oder selbst des Pflanzenreichs zu machen, mal, wo es darauf ankommt, die Konstanz bestimmter Einrichngen und Vorgänge durch die ganze Reihe der belebten Wesen t Beispielen zu belegen, zweitens wo das entscheidende Beismaterial über gewisse allgemeine Fragen in jenen Sphären allein finden ist, und endlich, wo es gilt, gewisse besonders interessante bweichungen von dem für die höchsten Tiere bestehenden Modus ihrer zweckmäfsigen Akkommodation an äufsere Verhältnisse kurz erläutern.

§ 161.

Die Arten der Zeugung. Für die gesamte Tierreihe, von ren höchstorganisierten bis zu ihren niedrigsten Formen hinab, rf als ausnahmsloses Gesetz ausgesprochen werden, dafs die eubildung von Individuen zum Ersatz der untergehenden aushliefslich auf dem Wege der sogenannten elterlichen Zeugung schieht, indem die vorhandenen Individuen das Vermögen esitzen gewisse Teile ihrer selbst von sich abzusondern, elche unter eigentümlichen Bedingungen zu neuen, lbständigen, gleich organisierten Geschöpfen ausgeildet werden. Zur Annahme dieses Gesetzes berechtigen uns lgende Umstände. Soweit die Beobachtung zurückreicht, ist mit cherheit nur die elterliche Zeugung als Produktionsweg tierischer rganismen konstatiert: jede Tierform stellt sich als eine ununterochene Reihe auseinander hervorgegangener Einzelwesen dar;

nirgends zeigt uns die Geschichte Lücken einer solchen Reihe, niemals das völlige Aussterben einer Art und ein späteres Wiederauftreten derselben durch eine Neuschöpfung, wohl aber Belege genug dafür, daſs einmal in allen Individuen vernichtete Arten für immer aus der Reihe der Tierformen gestrichen sind. In zweiter Instanz stützt sich jenes Gesetz auf die direkte Beobachtung der Zeugungs- und Entwickelungsvorgänge, oder wenigstens den Nachweis von Fortpflanzungsorganen bei der gröſsten Mehrzahl der Tierarten. Freilich dürfen wir nicht verkennen, daſs selbst, wenn für alle Tierarten der unzweideutige Nachweis für das Vorhandensein und die Funktionierung von Fortpflanzungsorganen geliefert wäre, damit durchaus nicht die Unmöglichkeit des Bestehens andrer Bildungsmethoden neuer Individuen neben der elterlichen Zeugung erwiesen wäre. Überhaupt hat das Gesetz der ausschlieſslichen elterlichen Zeugung nur den bedingten Wert eines Erfahrungsgesetzes, zur unbedingten Geltung könnte es nur durch den untrüglichen Nachweis der Unmöglichkeit andrer Zeugungsarten erhoben werden; dieser Nachweis fehlt und dürfte schwer zu führen sein, so daſs noch jetzt eine einzige, aber unzweifelhafte gegenteilige Erfahrung das Gesetz über den Haufen werfen kann. Man bezeichnet die hypothetische Entstehung von Individuen durch Neuschöpfung im Gegensatz zur elterlichen Zeugung mit dem Namen der Urzeugung, *generatio aequivoca seu spontanea, s. inaequalis.* Man hat darunter natürlich weder eine Entstehung von Organismen aus „nichts“ verstanden, noch behauptet, daſs beliebige Elemente und Verbindungen der sogenannten anorganischen Körperwelt zu lebenden Organismen sich zusammenthun könnten; sondern man stellt sich unter Urzeugung jetzt wenigstens nur die Umwandlung einer Mischung derjenigen „organischen und anorganischen Substanzen, welche dem Tierkörper eigentümlich sind“, zu einem solchen vor. Da nun streng genommen auch bei der elterlichen Zeugung der zur Neubildung dienende Teil eines Individuums nichts Andres als eine solche Mischung ist, so suchte man das wesentliche Unterscheidungsmoment der Urzeugung nur in dem negativen Umstande, daſs bei ihr die fragliche Stoffmischung nicht als solche einen integrierenden Bestandteil eines lebenden Individuums von gleicher Organisation wie das neuzuschaffende bildet, sondern aus beliebiger Quelle stammt, durch beliebige Verhältnisse zusammengebracht ist. Spezieller ausgedrückt lautet die herkömmliche Vorstellung von der Urzeugung dahin, daſs unter Umständen die aus einer Zersetzung tierischer oder vegetabilischer Gebilde hervorgegangenen Materien zu einem tierischen Organismus niederer Art zusammentreten sollen. Eine exaktere Definition läſst sich nicht geben, da keine einzige reelle Beobachtung eines solchen Urzeugungsvorgangs in allen seinen Stadien existiert. Wir werden sogleich die Umstände namhaft machen, welche früher zur Annahme der *generatio aequivoca* drängten, müssen aber vorausschicken, daſs

obwohl wir kein einziges Faktum beizubringen imstande sind, welches die Annahme elterlicher Zeugung unbedingt unmöglich, die der Urzeugung daher unvermeidlich machte, wir auf der andren Seite uns auch denen nicht anschliefsen können, welche eine Urzeugung als eine absolute physiologische Unmöglichkeit hinstellen. Im Gegenteil müfsten wir es wohl als einen Fortschritt für die Physiologie begrüfsen, wenn die Entstehung eines lebenden Organismus ohne Eltern auch nur in einem einzigen Falle erwiesen und genau beobachtet würde, weil nur auf diese Weise ein Licht auf eine der dunkelsten Fragen geworfen werden könnte, wir meinen auf die unsers Begriffsvermögens spottende Entstehung der ersten Repräsentanten der Tierwelt. Die erste Erzeugung eines Organismus mufs natürlich eine Urzeugung gewesen sein, gleichviel ob die ersten Repräsentanten jeder Art durch eine solche entstanden sind, oder zunächst nur wenige niedere Formen, aus denen sich allmählich alle bestehenden herausgebildet haben; selbst wenn wir annehmen wollten, dafs es Übergangsstufen zwischen Tier und Pflanze, eine „Pflanze im Moment der Tierwerdung" gibt, die Tiere sich also vielleicht mittelbar aus pflanzlichen Organismen entwickelt hätten, müfsten wir doch zu einer Urzeugung von Vegetabilien als ersten Ausgangspunkt zurückgehen.

Es ist hier nicht unsre Aufgabe, diese eben aufgeworfene naturhistorische Frage, für deren Lösung die Physiologie zur Zeit wenigstens durchaus inkompetent ist, eingehend zu erörtern; wir können jedoch angesichts des gewaltigen Aufschwungs, welchen diese Diskussion auf Darwins Anregung genommen hat, nicht umhin, den heutigen Standpunkt der Frage in flüchtigen Umrissen zu skizzieren. Die Frage selbst und der Streit um ihre Beantwortung ist keineswegs neu; sie galt indessen den meisten Naturforschern als eine müfsige, weil man an der Möglichkeit einer sicheren Lösung auf empirischer Grundlage verzweifelte. Sie wäre vielleicht bei der Unzweideutigkeit, mit welcher alles brauchbare zoologische und botanische Erfahrungsmaterial die Konstanz der Arten und demnach die Notwendigkeit, jede Art auf einen einstmaligen separaten Urzeugungsakt zurückzuführen, zu beweisen schien, nicht aufgetaucht oder unbeachtet geblieben, wenn nicht die ebenfalls auf dem Erfahrungsweg mehr und mehr sich befestigende Überzeugung, dafs heutzutage eine Urzeugung nirgends mehr vor sich geht, dazu gedrängt hätte, das Rätsel der ersten Entstehung der Tiere und Pflanzen durch eine möglichste Reduktion der Aufgaben dieses für uns unfafslichen Schöpfungsakts gewissermafsen zu vereinfachen. Man meinte, ob mit Recht oder Unrecht, wollen wir nicht abwägen, es sei unglaublich, dafs dieselbe Natur, welche jetzt wahrscheinlich nicht einmal den bescheidensten Organismus eines Infusionstierchens ohne die Vermittelung von Eltern zu schaffen vermöge, mit denselben Mitteln und Kräften einstmals so vollendete komplizierte Organismen, wie die eines Menschen oder Säugetiers, durch Urschöpfung habe

produzieren können; es sei dagegen leichter glaublich, daſs sie zunächst unter damals vorhandenen unbekannten Bedingungen eine oder einige wenige, möglichst einfache, niedere Formen zustande gebracht habe, deren auf elterlichem Wege erzeugte Nachkommen im Laufe der Zeit unter ebenfalls unbekannten Bedingungen teilweise verschiedene Umwandlungen erlitten hätten, durch welche sie allmählich zu Stammvätern neuer höherer Arten geworden wären, welche ihrerseits wiederum vielleicht durch Vermischung untereinander neue, zu bleibenden Typen sich herausbildende Formen gezeugt hätten. Es ist klar, daſs eine auf so unsicherem Raisonnement begründete Schöpfungstheorie keine wissenschaftliche Berechtigung hat; kein Wunder, daſs sie, trotz solcher Vorkämpfer wie Buffon, Geoffroy Saint Hilaire, Lamark, wenig Anklang fand, nicht bloſs, weil man sich wehrte, die Möglichkeit, einer Zurückführung der Menschenart auf „unvernünftige" Affen als Ahnen, vielleicht gar die Wiederholung der Menschwerdung einer besonders kulturfähigen Orang- oder Gorilla-Generation zuzugestehen, sondern vor allem, weil die nüchternen Systematiker ihr gegenüber sich auf die scheinbar unwiderlegliche Erfahrung über die jetzige Unwandelbarkeit der Arten durch tausende von Generationen hindurch, auf den angeblich unbestreitbaren Mangel von Übergangsformen unter den paläontologischen Tierresten, auf die für erwiesen angesehene Unfruchtbarkeit der Bastarde beriefen. Um so gröſser war das Aufsehen, welches der Versuch Darwins[1], die Theorie einer allmählichen Entstehung der heutigen Arten durch allmähliche Umbildung der Nachkommen einer oder einiger weniger Urspezies zu rehabilitieren, erregen muſste, um so gröſser, als Darwin zuerst die Herstellung eines empirischen Beweises und in geistreicher Weise mit eindringlicher Klarheit Hergang und leitende Prinzipien jener hypothetischen Umformungen aus sorgfältig geprüften thatsächlichen Verhältnissen abzuleiten unternahm. Diese Prinzipien werden von ihm als das der „natürlichen Züchtung" und des „Kampfs um das Dasein" bezeichnet. Nach Darwin ist der systematische Begriff „Art" als eine im Laufe der Zeit in allen wesentlichen Merkmalen unabänderliche Form organischen Lebens, unwandelbar vertreten durch eine kontinuierliche Reihe auseinander hervorgehender gleichartiger Individuen, zu streichen. Jede jetzt unterschiedene lebende Tierspezies, sowie jede paläontologische Form ist nach ihm nur der Ausdruck einer vorübergehenden, einer bestimmten Zeit und bestimmten äuſseren Verhältnissen entsprechenden Phase der an die individuellen Vertreter tierischen Lebens überhaupt gebundenen Schöpfungsthätigkeit, eine gelegentliche Scene aus einem groſsen langsam sich abwickelnden Drama. Wenigen oder einer einzigen Urform ist zu Anfang Leben eingehaucht und Zeugungsvermögen

---

[1] Ch. Darwin, *On the origin of species by means of natural selection.* London 1859; deutsch mit Anm. v. Bronn. Stuttgart 1860.

gegeben worden, die spezielle Gestaltung der daraus im Laufe der Zeit hervorgegangenen Reihen von Einzelwesen, ihre allmähliche Differenzierung in weiter und weiter auseinandergehende Formen ist das Resultat einer mannigfachen, allmählich sich geltend machenden Beeinflussung des allgemeinen Gesetzes der Vererbung aller wesentlichen Merkmale von den Eltern auf die Nachkommen durch äufsere Verhältnisse, welche Darwin auf die oben bezeichneten Prinzipien zurückzuführen sucht. Seine hauptsächliche Stütze bilden die Erfahrungen der Tierzüchter über die Möglichkeit bestimmte (veredelte) Gestalt- und Leistungsmodifikationen gewisser Haustiere künstlich hervorzubrigen und als Rasse durch Züchtung zu erhalten, mit andern Worten über die willkürliche Herstellung eines neuen erblichen Gepräges einer bestimmten Tierspezies. Dadurch, dafs man Individuen, welche gewisse Eigentümlichkeiten, deren Ausbildung man wünscht, besonders ausgeprägt besitzen, ausschliefslich zur Nachzucht benutzt, erzielt man Nachkommen, in welchen jene erblichen Eigentümlichkeiten von Generation zu Generation immer stärker hervortreten und dadurch ein vom Habitus der Stammtiere oft auffallend verschiedenes Gepräge erhalten. Dieser künstlichen Züchtung steht nach Darwin eine fortwährend thätige natürliche Züchtung oder „Zuchtwahl" in Wesen und Wirken vollkommen analog zur Seite. Die Grundbedingung der natürlichen wie der künstlichen Züchtung ist die Variabilität der Organismen, die Thatsache, dafs die Nachkommen gleichartiger Eltern den letzteren nicht notwendig absolut gleichen, sondern in der mannigfachsten Richtung von ihnen, wenn auch noch so unerheblich, abweichen können. Diese Veränderlichkeit, welche bald diesen, bald jenen Teil des Organismus betrifft, ist so unzweifelhaft festgestellt, dafs es nicht nötig ist, sie durch spezielle Beispiele zu beleuchten. Weit schwieriger und in den meisten Fällen gar nicht mit Sicherheit sind die Ursachen der Variation zu ermitteln. Im allgemeinen lassen sich als solche bezeichnen: Einflüsse, welchen die Zeugungsstoffe bereits bei den Eltern ausgesetzt sind, äufsere Verhältnisse, Klima u. s. w., unter denen die Entwickelung der Keime zu neuen Individuen und deren weiteres Wachstum stattfindet, übermäfsiger Gebrauch oder Nichtgebrauch einzelner Organe, welche zu excessiver Ausbildung oder Verkümmerung derselben führt, Wechselbeziehungen der einzelnen Organe untereinander, durch welche eine Abänderung des einen auch eine sekundäre Abänderung des andren bedingt u. s. w. Diese kleinen zufällig scheinenden und doch jedenfalls von bestimmten Gesetzen abhängigen Abweichungen bilden das Material, welches die natürliche Züchtung nach Darwin zur Erzeugung von neuen „Varietäten" (d. h. „anfangende neue Spezies") und weiter von neuen Spezies und Gattungen im Laufe der Zeit verwendet hat. Mit welcher Beharrlichkeit der Artcharakter ungeachtet des fortwährenden individuellen Variierens festgehalten werden kann, ergibt der Vergleich

gewisser vor Jahrtausenden einbalsamierter ägyptischer Tierarten mit ihren heutzutage noch lebenden völlig entsprechend gebauten Nachkommen; wie grofs anderseits aber auch die Umgestaltung des individuellen Tiercharakters ausfallen, und wie schnell dieselbe herbeigeführt werden kann, lehren die bekannten Erfolge der Tierzüchter. Die Möglichkeit, den typischen Habitus einer Tierart zu verändern, ist also zweifellos gegeben; damit sie Wirklichkeit werde, müssen sich jedoch äufsere Einflüsse von besonderer Beschaffenheit der durch innere unbekannte Ursachen bedingten Variabilität zugesellen. Im Falle der künstlichen Züchtung gibt das Bedürfnis des Menschen den Ausschlag, im Falle der natürlichen ist das notwendige Hilfsmoment nach DARWIN in dem Nutzen zu suchen, welcher der Tierart selbst aus der Erhaltung und Vervollkommnung gewisser Eigenschaften erwächst. Sind solche irgendwo einmal, selbst bei wenigen Individuen nur, hervorgetreten, so ist ihre Dauer aber auch mit Notwendigkeit verbürgt. Denn sofort tritt ein Faktor ins Spiel, kraft dessen immer nur die in irgend welcher Hinsicht besser ausgestatteten Individuen einer Tierart zur Paarung gelangen und nach dem erfahrungsmäfsig festgestellten Prinzipe der künstlichen Züchtung Generationen erzeugt werden müssen, in denen die neu erworbenen nützlichen Eigenschaften zu immer vollendeterer Entwickelung gelangen. Dieser Faktor ist das natürliche Verhältnis, welches DARWIN mit dem Namen „Kampf um das Dasein" bezeichnet. Der Kampf ums Dasein in seinem weiten Sinne nach DARWIN, d. h. die durch die verschiedensten Mittel bewirkten Anstrengungen für die Erhaltung des Lebens des Individuums sowohl als auch für die Sicherung seiner Nachkommenschaft, ist eine unvermeidliche Folge der faktischen Neigung aller Organismen, sich in starkem Mafse zu vermehren, wie aus der unten folgenden Betrachtung über die Fruchtbarkeitsverhältnisse deutlich einleuchten wird. Könnten alle von den Individuen erzeugten Nachkommen fortbestehen, so würde die Individuenzahl rasch in geometrischer Progression anwachsen; für eine solche Vermehrung der Individuenzahl genügen aber die disponibeln Lebensbedingungen nicht, es mufs demnach ein Kampf um das Dasein entstehen, entweder unter den Individuen derselben Spezies, oder zwischen Individuen verschiedener Spezies, oder zwischen ihnen und den äufseren Lebensbedingungen. Welche Rolle hierbei das allgemeine Naturgesetz spielt, dafs Leben mit Leben gespeist wird, dafs für die Erhaltung der Existenz eines tierischen Organismus der Untergang andrer tierischer oder pflanzlicher Organismen Bedingung ist, ergibt sich aus der täglichen Beobachtung; für eine detaillierte Schilderung aller der äufseren Schwierigkeiten, welche bei den verschiedenen Arten lebender Wesen die steigende Vermehrung verhindern, deren erfolgreiche oder erfolglose Begegnung den Kampf um das Dasein ausmacht, fehlt uns der Raum, wir verweisen auf die reiche eindringliche Darstellung DARWINS. Aus

diesem Kampfe leitet sich einfach die natürliche Zuchtwahl, mithin die allmähliche Züchtung neuer Arten ab. Jede individuelle Abweichung, sie sei so gering wie sie wolle, und ihre Ursache welche sie wolle, sobald sie nur in irgend welcher Weise den die Existenz bedrohenden Schwierigkeiten gegenüber irgend welchen Vorteil bietet, wird zur Erhaltung der damit versehenen Individuen, zum Siege in dem bezeichneten Kampfe über andre dieses Vorteils entbehrende Individuen beitragen. Die Sieger werden daher notwendigerweise für die Paarung ausgewählt und dadurch in Stand gesetzt, ihre günstigen Eigenschaften den Nachkommen zu vererben, letztere aber, welche auf Grund der nämlichen Vorteile zu Siegern im Daseinskampfe gleichsam prädestiniert sind, neue Generationen produzieren, in denen die anfangs unbedeutende Abweichung immer reiner und stärker hervortritt. Bei der aufserordentlichen Mannigfaltigkeit der zu überwindenden feindlichen Momente, der grofsen Veränderlichkeit derselben an verschiedenen Orten, zu verschiedenen Zeiten, ist die Mannigfaltigkeit der möglicherweise günstigen Abänderungen, mithin auch die Mannigfaltigkeit der aus der natürlichen Züchtung allmählich hervorgehenden neuen Tierformen begreiflich. Treten umgekehrt Abänderungen auf, welche in irgend welcher Weise Nachteile für den Kampf mitbringen, so werden die davon betroffenen Individuen vorzugsweise dem Untergang ausgesetzt sein. Diese Erhaltung der Lebewesen mit allmählicher Steigerung vorteilhafter und Unterdrückung nachteiliger Abänderungen nennt eben Darwin natürliche Zuchtwahl oder Züchtung. Diese natürliche Zuchtwahl ist bei vielen Tieren noch mit sexueller Zuchtwahl verknüpft, welche sich ebenfalls auf einen Kampf stützt, den Kampf der Männchen um den Besitz der Weibchen, dessen Ausgang für den Besiegten nicht notwendig der Tod, sondern eine spärliche oder ausfallende Nachkommenschaft ist. Treten bei männlichen Individuen einer Art Abänderungen auf, welche in irgend welcher Weise vorteilhaft für die Erkämpfung der Weibchen sind (stärkere Waffen irgend welcher Art, Geweihe, Sporen, oder gröfsere Federpracht, oder bessere Stimme u. s. w.), so werden die damit begabten die überwiegende Zahl der Nachkommen liefern und diese die günstigen Eigenschaften in verstärktem Grade besitzen. Die Frage, woher es komme, dafs ungeachtet eines die Ausbildung nützlicher Anlagen fördernden Moments, wie der natürlichen Züchtung, dennoch eine so grofse Reihe niedrigst organisierter Tierformen bestehen bleiben konnten, beantwortet Darwin dahin, dafs dieselben den für sie geltenden Lebensverhältnissen zur Zeit vollkommen angepafst und aus eventuellen Abänderungen also keinerlei Nutzen zu ziehen imstande wären, folglich aber auch dem Einflusse der künstlichen Züchtung entzogen sind. Überhaupt hat Darwin eine grofse Reihe solcher gegen seine Hypothese sich erhebender Einwürfe auf das eingehendste berücksichtigt und unleugbar mit grofsem Scharfsinn zu entkräften verstanden. Es konnte nicht fehlen, dafs sich um diese

Theorie ein lebhafter Kampf entspann[1]; in der That hat sie auf der einen Seite die entschiedensten Gegner[2], auf der andren Seite warme Verfechter[3] gefunden, während eine dritte Reihe von Naturforschern die Mitte haltend ihr eine teilweise Berechtigung einräumt, indem sie entweder die Wirksamkeit der natürlichen Züchtung innerhalb enger Grenzen anerkennen, oder die allmähliche Bildung neuer vollkommenerer Arten zwar annehmen, aber dieselben auf ein andres Prinzip als das der natürlichen Züchtung zurückzuführen suchen.[4] Wenige dürften in einem so schneidenden Gegensatze zu DARWIN stehen wie AGASSIZ, welcher die absolute Unwandelbarkeit der Spezies verteidigt und die Anschauung, daſs jemals neue Arten durch allmähliche Entwickelung aus älteren hervorgegangen sein könnten, auf das bestimmteste verwirft. Die meisten erkennen mindestens die Unsicherheit der Systematik in dieser Richtung, den Mangel berechtigter leitender Prinzipien zur Scheidung von Arten an und geben zu, daſs vielleicht eine enorme Anzahl unsrer heutigen sogenannten Arten nichts als Varietäten sind, welche im Laufe der Zeit auf dem von DARWIN bezeichneten Wege aus den Urarten sich differenziert haben mögen. Wo aber ist die Grenze? Wie viele und welche sind diese Urformen? Welches sind die zu jeder gehörigen Stammbäume? Das sind die Fragen, zu deren unbestreitbarer Lösung uns die Mittel noch fehlen. Es ist ebenso unzweifelhaft, daſs es DARWIN nicht gelungen ist, auf realem Boden die Unsumme der jetzt bestehenden Formen organischer Wesen auf eine einzige oder einige wenige Urformen zurückzuführen, als es durch ihn wahrscheinlich gemacht ist, daſs nicht jede der heutigen Formen einen speziellen durch Urzeugung geschaffenen Stammvater aufzuweisen hat; es ist aber auch sicher die Möglichkeit einer Reduktion auf eine oder wenige Urformen von keinem seiner Gegner widerlegt, noch widerlegbar. Unter

---

[1] Eine Übersicht der Litteratur zur Descendenztheorie von 1859—75 findet sich bei G. SEIDLITZ, *Die Darwinsche Theorie*. 2. Aufl. Leipzig 1875. p. 286.

[2] AGASSIZ, *Essay on Classification*. Boston 1857—59 (*Classification des Thierreichs*, übersetzt v. HEMPFLING. Marburg 1866); *Methods of study in natur. history*. Boston 1863; *De l'espèce et de la Classification en Zoologie*. Chap. III. p. 375. Trad. p. VOGELI. Paris 1869; *On provinces of Creation and the unity of race*. New-York 1869. — P. FLOURENS, *Examen du livre de M.* DARWIN *sur l'origine des espèces*. Paris 1864. — GOEPPERT, *Schles. Ges. f. vaterl. Cultur*. 1864. p. 29—42; *Jahresber. f. Min. u. Geol.* 1865. p. 296. — W. KEFERSTEIN, *Göttinger gel. Anzeig.* 1861 u. 62. — KOELLIKER, *Über die Darwinsche Schöpfungstheorie*. Leipzig 1864, u. *Ztschr. f. wiss. Zool.* 1864 Bd. XIV. p. 174.

[3] HAECKEL, *Über d. Entwicklungstheorie* DARWINS, *Ber. über d. Versamml. deutscher Naturforscher u. Aerzte*. Stettin 1863. p. 17 u. 70. — FR. MUELLER, *Für Darwin*. Leipzig 1864. — A. MUELLER, *Über d. erste Entstehung organ. Wesen u. deren Spaltung in Arten. Wiss. Vortr.* von VIRCHOW u. HOLTZENDORFF. Heft 13. Berlin 1866. — G. v. SEIDLITZ. a. a. O., u. *Beitr. z. Descendenztheorie*. Leipzig 1876.

[4] KOELLIKER, a. a. O. — R. WAGNER, *Anzeige v. Agassiz' Essay on classification mit Rücksicht auf Darwin's Ansicht*. Göttingen 1861; *Jahresber. üb. allgem. Zool.*, WIEGMANNS *Arch.* Jahrg. XXVII. Bd. II. p 1, Jahrg. XXIX. Bd. II. p 1. — NAEGELI, *Entsteh. u. Begriff d. naturhistor. Art*. Rede gehalten in der Münchner Akad. d. Wiss. München 1865. — RICH. OWEN, *On the anatomy of Vertebr.* London 1868. Vol. III. p. 686. — KOWALEWSKY, *Mém. de l'Acad. de St. Pétersbourg*. VII. Sér. 1866. T. X. No. 15. — WALLACE, *Beitr. zur Theorie der natürl. Zuchtwahl* übersetzt von A. B. MEYER. Erlangen 1870. — K. E. v. BAER, *Die allgem. Ges. d. Nat. in allen Entwickl.* Rede 1854 in Königsberg gehalten. *Gesammelte Reden*. St. Petersburg 1864. p. 35.

lenen, welche für Darwin in die Schranken getreten sind, ist auf
zoologischem Gebiet vor allen Fr. Mueller zu nennen, welcher sich
bemüht hat, aus der sorgfältigsten Analyse der anatomischen und ent-
wickelungsgeschichtlichen Verhältnisse einer speziellen Tiergruppe,
und zwar der Krebse, überzeugende Gründe für die faktische Durch-
führung der Darwinschen Ideen in der Natur zu sammeln. Er
findet nicht allein unter den jetzigen Krusterformen solche, welche
sich als Vertreter verschiedener Staffeln des Stammbaums mit grofser
Wahrscheinlichkeit deuten lassen, er findet auch in der Entwickelungs-
geschichte der Krebse eine evidente geschichtliche Urkunde ihrer
allmählichen Züchtungsmetamorphosen im Laufe der Jahrtausende
und zeigt uns bei gewissen Vertretern die Waffen, mit welchen sie
den Kampf ums Dasein siegreich bestanden, bei andern die Bildungs-
abänderungen, welche in neuem, noch unentschiedenem Kampfe um
die Oberhand ringen. Auch auf dem Gebiete der Pflanzenphysiologie
sind einzelne Forscher, wie Naegeli, für Darwin mit Thatsachen
eingetreten, welche in seiner Lehre die plausibelste Erklärung finden.
Unter den Gegnern Darwins heben wir Koelliker hervor, welcher
zwar mit voller Bestimmtheit die Entstehung neuer Arten aus wenigen
Urarten durch weitere Entwickelung im Laufe der Zeit annimmt,
aber ebenso entschieden das Darwinsche Prinzip der natürlichen
Züchtung verwirft. Er wendet gegen letzteres im Einklang mit
andern Gegnern hauptsächlich ein, dafs man unter den jetzt leben-
den Arten keine Übergänge finde und nirgends die Bildung einer
neuen Art aus einer Varietät direkt beobachtet habe, dafs keine Not-
wendigkeit zur Bildung nützlicher Varietäten vorliege, da jedes Tier
an sich vollkommen und seinen Verhältnissen entsprechend zweck-
mäfsig organisiert sei u. s. w., alles Gründe, welche nicht entscheidend
sind. Die Produktion neuer vollkommenerer Arten ist nach Koelliker
das Resultat der Wirkung eines Entwickelungsgesetzes, welches er
als das der heterogenen Zeugung bezeichnet, d. h. er spricht den
Keimen der bestehenden Arten die Fähigkeit zu, unter unbekannten
Umständen sich zu neuen höheren Organismen zu entwickeln. Diese
sprungweise Genese neuer Arten aus den bestehenden soll einem
grofsen, der Entstehung der ganzen organisierten Welt zu Grunde
liegenden Entwickelungsplan folgen, welcher die einfacheren Formen
zu immer mannigfacheren Entfaltungen treibt. Eine thatsächliche
Stütze für seine Anschauung glaubt Koelliker in jenen wunderbaren
Erscheinungen des Generationswechsels und der Metamorphose (s. u.
p. 461) zu finden, welche gewissermafsen den Übergang einer Tier-
form in eine andre wesentlich verschiedene und höher organisierte
vor Augen führen sollen.

Kehren wir nach dieser notwendigen Abschweifung wieder zu
unserm Ausgangspunkt zurück, zu der Frage, ob irgend ein haltbarer
thatsächlicher Grund für das Bestehen einer jetzt noch neben der
elterlichen Zeugung wirksamen Urzeugung existiere. Die Antwort

mufs jetzt entschieden verneinend ausfallen. Während man in älterer Zeit sogar Amphibien und Fische unter Umständen aus faulenden organischen Gebilden hervorgehen liefs, wurden mit dem Fortschritt der vergleichenden Anatomie und Biologie diese groben Irrtümer einer nach dem andren aufgeklärt, und es waren schliefslich nur gewisse Gruppen niedrigst organisierter Tiere und Pflanzen, unter ersteren besonders die Entozoen und Infusorien, unter letzteren besonders die schmarotzenden niederen Pilze, an denen der Aberglaube der Urzeugung mit grofser Hartnäckigkeit bis auf die neuere und neueste Zeit haften blieb. Es basierte sich aber diese Annahme nicht auf eine einzige direkte Beobachtung, welche glaubwürdig und beweiskräftig wäre, sondern leider nur auf negative Gründe, die schon als solche von sehr bedingtem Wert sind. Diese Gründe waren vor allen Dingen aus dem Vorkommen der erwähnten Lebewesen an Stellen hergeleitet, von welchen man sich nicht Rechenschaft zu geben wufste, wie das entwickelte Tier zu ihnen vordringen oder ein Keim desselben in sie eindringen könnte. Die massenhafte Entwickelung von Infusorien in jedem Aufgufs, in welchem zu Anfang kein einziges Exemplar derselben aufzufinden ist, zu welchem man sogar den Zutritt von Keimen sicher abgesperrt zu haben wähnte, das Vorkommen einzelner Parasiten im Inneren des Tierkörpers, selbst in geschlossenen Höhlen, wie innerhalb der Blutgefäfse oder in der Augenkammer: das sind die Thatsachen, für welche in der Annahme der Urzeugung die bequemste Erklärung lag. Mit Recht sagt Leuckart, dafs mit solcher Erklärung der Knoten wohl zerhauen, aber nicht gelöst würde. Unendlich wichtige Aufschlüsse, welche die neueste Zeit über die wunderbaren Lebensschicksale der in Rede stehenden niederen Organismen gebracht hat, bieten uns jetzt die Mittel zu einer befriedigenden Lösung des Knotens, zur Zurückführung des Ursprungs der Entozoen wie der Infusorien an allen Orten ihres Vorkommens auf eine Abstammung von gleichartigen Eltern. Es sind dies besonders die Entdeckungen über die Wanderungen und den Generationswechsel der Entozoen; wir wissen, dafs die Eier der sogenannten Entozoen, nachdem sie die Zeugungsorgane ihrer parasitisch in höheren Tieren lebenden Eltern verlassen haben, erstens nicht unmittelbar zu gleich organisierten Geschöpfen sich entwickeln, sondern erst eine Reihe unvollkommener Zwischenstufen, die man früher für eigentümliche Spezies hielt, durchlaufen; dafs zweitens die Entwickelung dieser Keime durchaus nicht notwendig an den Aufenthalt in denselben Organismen, welche den Wohnort der Eltern bilden, gebunden ist, sondern dafs die Eier als solche oder in ihren niedrigsten Entwickelungsstadien den Wohnsitz der Eltern verlassen, aufserhalb desselben sich weiter ausbilden und neue Larvenformen annehmen, um endlich unter günstigen Umständen durch aktive oder passive Wanderungen wieder in den Körper eines Tiers zu gelangen und hier ihre Entwickelung zu vollenden. Das Vorkommen einzelner Entozoenindividuen

in geschlossenen Höhlen hat alles Wunderbare und alle Beweiskraft für Urzeugung verloren, seitdem Einwanderungen in solche Höhlen durch Einbohren vom Darmkanal oder äußeren Teilen aus durch direkte Beobachtung nachgewiesen sind. Kurz, wenn wir auch nicht in jedem gegebenen Fall imstande sind, die Herkunft eines Eingeweidewurms zu ergründen, seine speziellen Schicksale bis zum Ursprung seines Keims aus einem vielleicht unter ganz andern Verhältnissen lebenden Muttertier zurückzuverfolgen, so genügen doch die angedeuteten Momente vollkommen, jeden Gedanken an *generatio aequivoca* zurückzuweisen. Nicht besser steht es mit den vermeintlichen Beweisen, die man aus dem Vorkommen der Infusorien geschöpft hat. Auch für diese Tiere sind besonders durch Ehrenbergs unermüdliche Forschungen passive Wanderungen in solchem Umfange nachgewiesen, daſs ihr Vorkommen an jedem Ort, sofern derselbe nur der Luft zugänglich ist und günstige Verhältnisse für ihr Fortkommen gewährt, erklärlich ist. Es genügt, daſs der Wind dem „Aufguſs" einige wenige Exemplare zuführt, um die Erzeugung von Millionen auf elterlichem Vermehrungswege in kürzester Zeit zu veranlassen. Schlieſsen wir die Luft von einer solchen Infusion ab, nachdem wir die letztere zuvor durch anhaltendes Kochen oder längeres Trocknen der in ihr aufgelösten Substanzen bei gewissen hohen Temperaturen von allen etwa bereits vorhandenen Infusorien u. s. w. und Keimen derselben befreit haben, oder führen wir der Infusion nur solche Luft zu, in welcher durch Glühen oder Leitung durch Schwefelsäure alle lebenden Organismen und Keime sicher getötet sind, so entsteht in ihr niemals ein Infusorium, wenn auch alle vermeintlichen Bedingungen der Urzeugung in reichstem Maſse vorhanden sind. Dieser Beweis ist wiederholt entscheidend geführt, aber von Zeit zu Zeit immer wieder, freilich ohne dauernden Erfolg, zu entkräften gesucht worden. Ein näheres Eingehen auf das Detail dieser Versuche *pro* und *contra*, auf die Kritik der Mittel, welche man zur Zerstörung präformierter Keime angewendet hat, würde unnötigen Raum kosten. Nur noch ein einziges interessantes Beispiel aus der Tierwelt. Man hat die wunderbare Beobachtung gemacht, daſs zuweilen im Inneren der Zellen einer Algenart, *Vaucheria*, ein Rädertierchen vorkommt, ohne daſs eine Öffnung, durch welche dasselbe hineingelangt sein könnte, nachweisbar ist. Wie evident erscheint in diesem Falle die Urzeugung! Wie einfach löst sich aber das Rätsel, wenn wir das Resultat der direkten Beobachtung erfahren und hören, daſs das Tier sich in frühen Entwickelungsstadien durch kleine Öffnungen in die Zellhöhle einbohrt und von ihrem Inhalt sich fortnährt, während die Wunden der Zellwand wieder zuheilen. Die Bedeutung dieses Beispiels ist einleuchtend, es lehrt, mit welcher Vorsicht wir bei der Beurteilung solcher anscheinend unzweideutigen Erscheinungen und ihrer Verwertung als Beweise zu verfahren haben. So viel zur Rechtfertigung unsers Ausspruchs, daſs das Vorkommen

der *generatio aequivoca* in der Sphäre der tierischen Organismen durch keine einzige sichere Erfahrung erwiesen ist.[1]

Ebenso wie die Tierwelt bietet aber auch die Pflanzenwelt nichts, was zu einer Beantwortung der Urzeugungsfrage im bejahenden Sinne führen könnte. Auch hier ist mit gröfster Hartnäckigkeit die Möglichkeit und das faktische Vorkommen der Urzeugung einfacher Organismen, vor allem niederer parasitischer Pilze, verfochten, aber auch mit gleicher Sicherheit durch glänzende Untersuchungen widerlegt worden. Der Gang des Kampfs und die Art der Waffen auf beiden Seiten sind fast die gleichen, wie auf dem zoologischen Gebiet. Während man früher jede Schimmelbildung in abgeschlossenen Flüssigkeiten einer Urzeugung zuschrieb, wurde später für alle solche Fälle das Vorhandensein von keimungsfähigen Sporen und das Ausbleiben der Vegetation bei sicherer Vernichtung letzterer über allen Zweifel erhoben. Das früher so rätselhafte plötzliche Auftreten enormer Mengen parasitischer Pilze an Orten, zu denen das Vordringen gleichartiger Eltern oder ihrer Sporen unmöglich erschien, oder an denen das Vorhandensein solcher wenigstens durch Beobachtung nicht konstatiert werden konnte, ist durch die äufserst interessanten Aufschlüsse, welche uns besonders die klassischen Untersuchungen De Barys über den mannigfachen Generationswechsel, die Wanderungen und den Wohnortswechsel (Heterōcie) bei dieser Klasse von Organismen gebracht haben, dem Bereiche des Wunders entrückt und jeder Beweiskraft für das Stattfinden der Urzeugung beraubt worden. Das lehrreichste Beispiel bietet unstreitig der sogenannte Getreiderost, die massenhafte Vegetation einer Uredinee, *Puccinia graminis*, auf dem Getreide. De Bary hat nachgewiesen, dafs dieser Pilz einen komplizierten Generationswechsel zeigt, indem er vier verschiedene Formen von Fruktifikationsorganen entwickelt, und dafs dieser Generationswechsel mit einem notwendigen Wechsel des Wirts verbunden ist (während andre verwandte Pilze alle vier Formen auf der gleichen Nährpflanze ausbilden). Zwei Arten dieser Fruktifikationsorgane („Uredosporen und Teleutosporen") entwickeln sich nur auf Gramineen, während die dritte Art ohne Nährpflanze aus den Teleutosporen auswächst, um in die Blätter von *Berberis vulgaris* einzudringen und hier die vierte Art von Fruktifikationsorganen (Äcidien) zu bilden, deren Sporen wiederum, wenn sie auf Gramineen gelangen, die Pilzvegetationen erzeugen, welche

[1] Die Litteratur über d. Urzeugungsfrage ist zu umfangreich, um hier speziell aufgeführt werden zu können. Wegen der älteren Abhandl. verweisen wir auf die Litteraturangaben bei Leuckart, R. Wagners *Hdwrtbch.* Bd. IV. p. 707. Art. Zeugung. Die Litteratur über die neuere in Frankreich geführte Diskussion s. bei Keferstein, Henles u. Meissners *Ber. üb. d. Fortschr. d. Anat. u. Physiologie* 1864. p. 166. Bezügl. d. neuesten Litteratur sind einzusehen die Arbeiten v. Huizinga, welcher für die *generatio aequivoca* plaidiert, *Ctrlbl. f. d. med. Wiss.* 1873. p. 225; Pfluegers *Arch.* 1873. Bd. VII. p. 549, 1874. Bd. VIII. p. 186, 1875. Bd. X. p. 62. Als Gegner vgl. Samuelsohn, Pfluegers *Arch.* 1874. Bd. VIII. p. 277. — Gscheidlen, ebenda 1874. Bd. IX. p. 163. — Putzeys, ebenda. p. 391. Nur die Möglichkeit einer *generatio aequivoca* nimmt in Schutz Naegeli, *Mechanisch-physiologische Theorie d. Abstammungslehre.* München u. Leipzig 1884. p. 84.

die ersten beiden Sporenarten hervorbringen. Eine dieser Arten, die Uredosporen, haben ausschliefslich die Bedeutung von Multiplikationsorganen, indem sie bei ihrer Keimung immer wieder dieselbe Form erzeugen und dadurch die rasche enorme Verbreitung des Rostes bedingen, während sich das plötzliche Auftreten desselben aus dem Überwandern der Sporen von den früher für eine besondere Pilzart gehaltenen Äcidien der Berberitze auf das Getreide, also aus dem mit dem Generationswechsel verbundenen Wirtswechsel, einfach erklärt. Wie viel diese Erfahrungen, denen sich verwandte alsbald anschlossen, dazu beitragen mufsten, der Annahme einer autochthonen Entstehung parasitärer Bildungen aus der Leibessubstanz ihrer Ernährer jeden Halt zu rauben, begreift sich leicht, und gegenwärtig dürfte sich überhaupt kaum jemand finden, welcher geneigt wäre, eine noch so schwierig zu deutende Produktion fremder Organismen im Inneren von Tieren und Pflanzen auf einen Urzeugungsvorgang zurückzuführen. Denn man weifs zu wohl, dafs die hier in Betracht kommenden Organismen in der grofsen Zahl und der ungemeinen Kleinheit ihrer Keime über zwei Momente verfügen, welche ein unbemerktes Eindringen derselben nur zu leicht ermöglichen. Wie unzweideutig stellte sich der um ein Stärkemehlkorn in faulenden Kartoffeln stattfindende Zellbildungsvorgang als Urzeugung dar, wie schlagend hat später sein Entdecker, CIENKOWSKY selbst, diese Deutung widerlegt! Kurz auch auf pflanzlichem Gebiete mangelt die Annahme der *generatio aequivoca* jede thatsächliche Stütze.

Die wichtigsten Punkte der CIENKOWSKYschen[1] Beobachtung sind kurz folgende. Läfst man zerschnittene Kartoffeln in Wasser faulen, so bemerkt man nach einiger Zeit, dafs die ursprünglich nackten Stärkemehlkörnchen einen lichten Saum erhalten, welcher dieselben wie eine Membran umschliefst. Diese Umhüllung hebt sich mehr und mehr vom Stärkemehlkorn ab und wächst zu einer grofsen runden oder länglichen, selbst schlauchförmigen Zelle aus, in welcher allmählich ein schleimiger, feinkörniger, wandständiger Inhalt zum Vorschein kommt. Letzterer sondert sich in kleine rundliche Häufchen; diese Häufchen fangen an zuckende Bewegungen zu zeigen, bohren sich an verschiedenen Stellen durch die Zellwand nach aufsen und schwärmen endlich in Gestalt aalförmiger, an einem Ende mit zwei langen Wimperhaaren versehener Gebilde ganz von dem Ansehen der bekannten Algenschwärmsporen aus. Das in der Zelle liegende Stärkemehlkorn, welches während dieser Entwickelungsvorgänge meistens verkleinert und korrodiert wird, umgibt sich nicht selten nach dem Ausschlüpfen jener Körperchen mit einer neuen Membran und wiederholt so die ganze wunderbare Erscheinungsreihe. Eine weitere Entwickelung der ausgeschwärmten Sporen hat CIENKOWSKY anfänglich trotz sorgfältigem Nachforschen nicht nachweisen können. Diese Beobachtungen sind von mehreren Seiten bestätigt worden, ihre Richtigkeit steht also aufser Zweifel. Sehen wir uns nun nach der Deutung um, so hängt die Entscheidung, ob Urzeugung vorliegt oder nicht, von dem Nachweis ab, ob das um die Stärke entstehende Gebilde ein Organismus ist oder nicht, und zweitens ob seine Entstehung wirklich eine freie Zellbildung um das Stärkekorn ist. Die erste Frage ist entschieden zu bejahen, die neugebildete Zelle ist durch ihre endogene

[1] CIENKOWSKY, *Bull. phys.-math. de l'Acad. des sc. de St. Pétersbourg.* 1856. T. XIV. p. 261; *Mélanges biologiques.* 1856. T. II. p. 359; *Arch. f. mikroskop. Anat.* 1865. Bd. I. p. 203.

Brutbildung als Organismus unwiderlegbar charakterisiert; diejenigen, welche von dieser Seite aus CIENKOWSKYS Ansicht widerlegen wollten, sind unstreitig im Unrecht. Was nun die zweite Frage betrifft, so schien eine bejahende Antwort unvermeidlich, da die sorgfältigste Beobachtung nicht die geringste Spur der Konkurrenz eines Elements hatte entdecken können, welches als mütterlicher Teil zu deuten gewesen wäre. So wunderbar und aller Analogie widersprechend die Auffassung eines Stärkekorns als Zellenblastem oder als Attraktionszentrum für Zellensubstanz war, so konnte doch der strengste Skeptizismus keinen thatsächlichen Einwand dagegen auftreiben; alle denkbaren Vermutungen, wie die, dafs das Stärkekorn zufällig in eine präformierte Spore hineingeraten u. s. w., schwebten vollkommen in der Luft. Selbst so auffallende Wahrnehmungen, wie die, dafs der fragliche Vorgang nicht immer, namentlich nicht mit jedem Wasser gelingt, dafs die Beimischung faulender Materien nötig ist, welche reich an Keimen niederer Organismen sind, weil sie ihnen die zur Entwickelung erforderlichen Bedingungen gewähren, selbst solche Wahrnehmungen hatten keine Kraft die Auslegung der Beobachtung als Beispiel von Urzeugung zu erschüttern. Um so überraschender kam CIENKOWSKYS spätere Arbeit, in welcher er selbst den Gegenbeweis führt und das Rätsel durch eine ganz unerwartete Entdeckung löst. Die Entdeckung lehnt sich an die Aufklärung eines andren interessanten Faktums an. In Konfervenzellen findet man häufig eigentümliche, monadenartige, bewegliche Körperchen, welche BROWN Pseudogonidien genannt hat. PRINGSHEIM sah dieselben in Mutterzellen entstehen und hielt sie für Fortpflanzungszellen der betreffenden Konferven, COHN für Entoparasiten. CIENKOWSKY dagegen wies nach, dafs diese Pseudogonidien Entwickelungsstufen einer von aufsen in die Zellen der Konferven (Spirogyren) eindringenden Monade (*monas parasitica*) sind; er beobachtete das Eindringen durch die Zellwand direkt, er sah durch letztere die schleimweiche Monade sich gleichsam hindurchpressen, ohne eine erkennbare Öffnung zu hinterlassen. Im Inneren verwandelt sich die Monade in einen hyalinen amöbenartigen Schleimklumpen, welcher keine Ähnlichkeit mehr mit dem ursprünglichen Gebilde hat, nimmt als solcher das Chlorophyll in sich auf, wandert wieder aus der Zelle heraus und nimmt dann wieder die ursprüngliche Monadenform an, um nun in sich auf ganz ähnliche Weise eine endogene Brut von Schwärmsporen oder jungen Monaden zu schaffen, wie die Stärkezelle. Ganz analog fand CIENKOWSKY das Verhalten bei der rätselhaften Stärkezelle. Er verfolgte die Schicksale der oben beschriebenen, aus den Stärkezellen ausgeschlüpften Schwärmzellen, sah dieselben zur Ruhe kommen und sich in einen mit Strahlen besetzten, sich wieder träge bewegenden Schleimklumpen umwandeln. Diese Schleimklumpen nehmen die Stärkekörner in sich auf, indem sie sich an ein solches anlegen und sich gleichsam darum ergiefsen! Unmittelbar nach dieser Aufnahme bewegen sich sehr häufig die von dem Stärkekorn ganz ausgefüllten Schleimklumpen mit Hilfe ihrer wimperartigen Strahlen, welche CIENKOWSKY früher ebenso wie die Bewegungen in den ersten Entwickelungsstadien, von denen seine früheren Beobachtungen ausgingen, übersehen hatte. Somit ist auch dieser Vorgang aus einem scheinbar glänzenden Zeugnis für Urzeugung unwiderruflich in einen gewichtigen Gegenbeweis verwandelt, durch welchen jetzt weit mehr der Zweifel an der Existenz der Urzeugung überhaupt gekräftigt wird, als er vorher zum Schweigen gebracht war. Schliefslich hat CIENKOWSKY Entwickelung und Lebensschicksale dieser Monaden, von denen er neun Arten unterscheidet, noch weiter verfolgt.

Die elterliche oder homogene Zeugung, die Umbildung eines Teils des individuellen Organismus zum neuen Individuum, ist nicht ein einfacher, bei allen Tierarten gleicher Vorgang, sondern kann sich in mannigfachen erheblich voneinander abweichenden Formen vollziehen. Man unterscheidet zwei Hauptarten der Zeugung: 1. die geschlechtliche

oder doppeltgeschlechtliche, 2. die ungeschlechtliche Zeugung und gründet diese Unterscheidung auf folgende Momente. Bei der geschlechtlichen Zeugung ist es ein eigentümlicher Teil von besonderer histologischer und chemischer Beschaffenheit, welcher zur Umwandlung in einen neuen Organismus bestimmt ist, und zwar ausschliefslich diese eine Bestimmung, durchaus keine auf den individuellen Haushalt berechnete, hat. Eben dieser Teil, welcher als Ei oder weibliche Keimzelle bezeichnet wird und gewisse wesentliche Charaktere durch die ganze Tierreihe beibehält, wird in dem Organismus durch ganz besondere, lediglich für diesen Zweck eingerichtete Apparate, die sogenannten weiblichen Keimdrüsen oder Ovarien, bereitet. Damit dieser Keim jene Reihe von Umgestaltungen eingehe und vollende, deren Endresultat ein neues Individuum ist, bedarf er in der Regel der materiellen Einwirkung eines zweiten Stoffs, des Samens, einer wiederum ganz eigentümlichen, durch besondere Formelemente charakterisierten, lediglich für die Fortpflanzung bestimmten Stoffmischung, welche ebenfalls in besonderen Apparaten, den männlichen Keimdrüsen oder Hoden, erzeugt wird. Das Wesen der geschlechtlichen Zeugung beruht demnach auf der notwendigen Vereinigung zweier getrennt angelegter tierischer Produkte, des Eies und des Samens; den Akt dieser Vereinigung, d. h. wohlverstanden nicht den einfachen Zusammentritt von Ei und Samen, sondern die organische nach bestimmtem Gesetz (s. u. § 180) erfolgende Verschmelzung der männlichen und weiblichen Keimstoffelemente zu einem neuen einheitlichen Gebilde, der Keimzelle des neuen Individuums, nennt man Befruchtung, und bezeichnet dementsprechend die in Rede stehende Zeugungsart als Fortpflanzung durch befruchtete Eier, Gynäkogenesis. Freilich müssen wir hier schon andeuten, was später genauer ausgeführt werden wird, dafs in einzelnen Ausnahmefällen auch unbefruchtete Eier selbständig die ganze Reihe der Entwickelungsvorgänge bis zur Vollendung eines lebenden Individuums durchlaufen können, ein Zeugungsmodus, welchen man der Gynäkogenesis als Parthenogenesis gegenüberzustellen pflegt. Allein, erstens ist das Vorkommen desselben eben nur ein ausnahmsweises, auf wenige Tier- und Pflanzenarten[1] beschränktes, und zweitens dürfte kaum ein einziger Fall sicher nachgewiesen sein, in welchem die Parthenogenesis als ausschliefsliches Mittel der Fortpflanzung diente und nicht in mehr oder weniger regelmäfsigen Zeiträumen mit doppeltgeschlechtlicher Zeugung abwechselte. Die Existenz der Parthenogenesis kann daher weder der Bedeutung dieser, noch derjenigen des Samens als zweiten, dem Ei koordinierten notwendigen Bedingungsglieds der Zeugung Abbruch thun.

---

[1] Eine übersichtliche Zusammenstellung der sich parthenogenetisch fortpflanzenden Tier- und Pflanzenarten s. b. G. SEIDLITZ, *Die Parthenogenesis u. ihr Verhältnifs zu den übrigen Zeugungsarten im Thierreich.* Leipzig 1872.

Letzterer behält seinen hohen Wert für die Mehrzahl der Tiere, welche sich ausschliefslich auf dem Wege der geschlechtlichen Zeugung fortpflanzt, und in der oben ausgesprochenen Beschränkung selbst für diejenigen lebenden Wesen, bei welchen Parthenogenesis beobachtet worden ist.

Die ungeschlechtliche Zeugung ist der geschlechtlichen gegenüber dadurch charakterisiert, dafs entweder überhaupt kein bestimmtes, lediglich zum Bewirken der Fortpflanzung dienendes Produkt des Mutterkörpers zum neuen Individuum wird, sondern irgend ein Bestandteil des Mutterkörpers, welcher zum individuellen Organismus gehört und in demselben funktioniert, oder dafs, wenn auch der Mutterkörper ein spezifisches Fortpflanzungsmaterial hervorbringt, dasselbe nicht des Hinzutritts eines zweiten wiederum lediglich mit Rücksicht auf die Fortpflanzug gebildeten Bedingungsglieds, des Samens, bedarf, um seine Umgestaltung zum neuen Geschöpf zu vollführen. Es liegt auf der Hand, dafs durch diese Definition keineswegs eine bestimmte Form der Zeugung bezeichnet ist, dafs je nach der Beschaffenheit des zur Fortpflanzung verwendeten Teils des Mutterkörpers sowie nach Art seiner Umgestaltung und Individualisierung verschiedene Formen der ungeschlechtlichen Zeugung möglich sind. Man kennt folgende Unterarten. Erstens die Fortpflanzung durch Teilung und durch Knospenbildung, je nachdem ganze ausgebildete, mit den wichtigsten Apparaten des Lebens versehene Abschnitte des Mutterkörpers sich abschnüren, loslösen und durch verhältnismäfsig geringe Umwandlungen zu einem vollendeten Organismus sich entwickeln, oder ein Teil der Körperwandung durch besondere Wachstumsverhältnisse zu einer sich abschnürenden und endlich durch Ablösung selbständig werdenden Knospe umgeschaffen wird. Beide Zeugungsarten sind indessen nicht streng zu sondern; in Wirklichkeit kommen Übergangsformen vor, die mit demselben Recht der einen oder der andren zugerechnet werden können. Zweitens gehören hierher viele jener eigentümlichen Vermehrungsarten, welche man unter dem Namen des Generationswechsels (Metagenesis) zusammengefafst hat. Da hier nicht der Ort ist, auf die Erörterung derselben und ihrer Beziehung zur geschlechtlichen Zeugung näher einzugehen, so beschränken wir uns auf wenige allgemeine Bemerkungen. Das Wesen der hierhergehörigen Arten der Metagenesis besteht darin, dafs aus den befruchteten Eiern zunächst eine Generation von Individuen hervorgeht, welche den Eltern entweder ziemlich ähnlich oder mehr oder weniger abweichend organisiert, aber nicht geschlechtlich differenziert sind, und welche nun aus sich auf ungeschlechtlichem Wege, aber überall, wie es scheint, mittels besonderer Keimapparate, welche den wirklichen Geschlechtsorganen der Eltern mehr oder weniger verwandt sind, eine neue Generation hervorbringen. Diese dritte Generation besteht entweder wieder aus doppeltgeschlechtlichen Individuen von gleicher Beschaffenheit wie die Grofseltern, oder abermals aus ungeschlechtlichen Organismen, gleich

oder verschieden von denen der zweiten Generation, welche wiederum auf demselben oder einem andren ungeschlechtlichen Wege, wie die letztere, eine vierte Generation erzeugt u. s. f., bis mit der Produktion doppeltgeschlechtlicher Individuen die Kette sich aufs neue vom ersten Glied abwickelt. Um Mifsverständnissen vorzubeugen, mufs jedoch hinzugefügt werden, dafs man auch Arten des Generationswechsels (Axolotl, Alpensalamander) kennt, bei welchen die von den Eltern gezeugten Zwischenformen ebenfalls doppeltgeschlechtlich sind und sich auf geschlechtlichem Wege fortpflanzen. Je nachdem nun diese Zwischenformen noch einer weiteren Entwickelung bis zur völligen Ausbildung des Speziescharakters fähig sind oder nicht, unterscheidet man dieselben als Larven (παῖδες) und als Ammen (τροφοί), und bezeichnet die Vermehrung der ersteren als Paidogenesis, diejenigen der letzteren als Trophogenesis, gleichviel ob die Vervielfältigung auf geschlechtlichem oder ungeschlechtlichem Wege erfolgt. Streng genommen ist auch die Parthenogenesis eine ungeschlechtliche Vermehrung, sie ist aber von den übrigen Arten der letzteren zu trennen, weil bei ihr die Fortpflanzung durch dieselben vollkommen entwickelten Weibchen, welchen auch die geschlechtliche Vermehrung obliegt, und durch dieselben Eier, welche auch befruchtet zu neuen Individuen sich entwickeln können, geschieht. Die Modalitäten des Generationswechsels sind aufserordentlich mannigfach. Am kompliziertesten sind die Verhältnisse bei Eingeweidewürmern (Cestoden und Trematoden), bei denen mehrere auseinander hervorgehende geschlechtslose Generationen (Larven, Ammen) von wesentlich verschiedener Organisation, Lebensweise und Wohnort zwischen je zwei geschlechtliche eingeschaltet sind. Einen andren Modus repräsentieren die Aphiden (Blattläuse), bei denen die Ammen den geschlechtsreifen Tieren sehr ähnlich gebaut sind, und bei denen auch die Organe (Keimstöcke und Keime), welche die neue Brut bilden, mit den Eierstöcken und Eiern der Weibchen nahe übereinstimmen. Bei gewissen Dipteren wiederum (Cecidomyien, Gallmücken) sind es nach den interessanten Beobachtungen von N. Wagner die aus den befruchteten Eiern entstandenen Larven, welche, anstatt unmittelbar die gewöhnlichen Metamorphosen bis zum Auskriechen des geflügelten geschlechtsreifen Tiers aus der Puppe zu durchlaufen, zunächst in ihrem Inneren auf ungeschlechtlichem Wege eine neue Generation von gleich beschaffenen Larven erzeugen, welche wiederum auf demselben Wege aus sich eine dritte Larvengeneration produzieren u. s. f., bis die letzte Generation sich verpuppt und aus den Puppen wieder geschlechtliche Imagines ausschlüpfen. Nach N. Wagner sollte diese Entstehung der Larven in den Larven eine Art Urzeugung sein, d. h. die Tochterlarven sollten frei in der Leibeshöhle der Mutterlarven aus dem sogenannten Fettkörper derselben entstehen. Durch Leuckart und Ganin ist indessen mit Sicherheit dargethan worden, dafs in

den Larven wirkliche Fortpflanzungsorgane, Keimstöcke (wie bei den Aphiden) vorhanden sind, und in diesen den Eiern ganz ähnliche Gebilde (Pseudova, Keimkörper, Sporen) produziert werden, aus denen, wie aus dem Ei, die Tochterlarven sich entwickeln. Von dem Generationswechsel, wie er bei niederen Pflanzen in ausgedehnter, zum Teil sehr komplizierter Weise besonders durch DE BARY nachgewiesen worden ist, haben wir das auffälligste Beispiel der *Puccinia graminis* oben bereits angeführt. Ein näheres Eingehen auf die Vorgänge der ungeschlechtlichen Zeugung liegt aufserhalb der uns gesteckten Grenzen.

§ 162.

Von der Fruchtbarkeit. Schon eine oberflächliche Betrachtung lehrt, dafs die Produktivität, d. h. die Zahl der von einem Individuum in gegebener Zeit produzierten Keime neuer Geschöpfe bei den verschiedenen Arten der Tiere in enormem Grade wechselt. So läfst sich, um ein Paar extremer Beispiele zu nennen, beweisen, dafs, während der Mensch jährlich einen Keim zur Entwickelung zu bringen vermag, der Elephant sogar nur innerhalb 3—4 Jahren ein Junges erzeugt, auf der andren Seite ein Bandwurm oder eine Auster im Zeitraum eines Jahrs etwa eine Million Eier produziert. Es ist von gröfstem Interesse, diese Differenzen der Fruchtbarkeit etwas spezieller durch die ganze Tierreihe zu verfolgen, und einesteils dieselben auf ihre physiologischen Ursachen zurückzuführen, soweit dies möglich ist, anderseits die Verhältnisse aufzusuchen, welche trotz jener enormen Differenzen die kontinuierliche Erhaltung einer im mittel gleichen Individuenzahl bei allen Arten der Tiere bewirken. LEUCKART hat zuerst die hierzu nötigen Daten mit grofser Sorgfalt geordnet, und das meiste, was wir im folgenden mitzuteilen haben, ist seiner trefflichen Darstellung entlehnt.

Es ist eine in die Augen fallende Thatsache, dafs bei keiner Tierart das Zeugungsvermögen auf ein solches Minimum herabgesetzt ist, dafs die von den vorhandenen Individuen produzierten Keime eben nur die Zahl der in gleicher Zeit dem Tode anheimfallenden Individuen decken könnten, mit andern Worten, dafs je zehn Individuen nur einer Produktion von gerade zehn Keimen fähig wären, um ihren eignen Untergang, und diese neuen zehn wieder nur einer Produktion von eben so viel Keimen zweiter Generation, um den durch ihren Tod bedingten Ausfall auszugleichen. Durchgängig finden wir, wenn wir als Mafsstab der Produktivitätsgröfse die Zahl der von einem Individuum gebildeten Keime annehmen, einen so grofsen Überschufs über jenes Minimum, dafs, wenn alle diese Keime wirklich zu neuen Individuen ausgebildet würden, die Zahl der Repräsentanten einer Art in kurzem um das hundertfache bis millionenfache vermehrt werden müfste. Da indessen bei keiner Art alle in den Ovarien

ideten Keime in die zu ihrer vollständigen Entwickelung
vendigen Bedingungen kommen, so z. B. beim menschlichen
be von der enormen Zahl entwickelungsfähiger Keime, welche
einem Individuum durch den langen Zeitraum von etwa 34 Jahren
urch regelmäfsig je einer in Intervallen von 28 Tagen ihre
ungsstätte verlassen, nur einige wenige, im Durchschnitt 4—6,
lich befruchtet und zur Entwickelung gebracht werden, müssen
als richtigen Mafsstab für die Gröfse der Fruchtbarkeit die Zahl
wirklich zur Entwickelung gelangten Keime aufstellen, sobald
ch um eine Verwertung dieser Zahlen für die allgemeinen sta-
chen Verhältnisse des Tierstaates handelt. Aber auch nach
m eingeschränkten Mafsstab stellt sich eine bei allen Arten jenes
mum weit überbietende Fruchtbarkeit heraus, wie am besten
ᴄᴋᴀʀᴛs Tabelle lehrt.

Wir entlehnen Lᴇᴜᴄᴋᴀʀᴛs Tabelle nur wenige Beispiele aus den verschie-
Tierklassen, um die ungeheuren Differenzen der Fruchtbarkeit zu beweisen:

ler Mensch	produziert	jährlich	1 mal	1	Junges.
Katze	„	„	2 „	3—6	„
Hund	„	„	2 „	4—9	„
Pferd	„	alle 2 J.	1 „	1	„
Elephant	„	alle 3—4 J.	1 „	1	„
Schwein	„	jährlich	2 „	6—12	„
Schaf	„	„	1—2 „	1—2	„
Hirsch	„	„	1 „	1	„
Hase	„	„	2—3 „	2—5	„
Kaninchen	„	„	5—8 „	4—7	„
Maus	„	„	4—6 „	4—10	„

Kondor	produziert	jährlich	1 mal	2	Eier.
Turmfalk	„	„	1 „	5	„
Uhu	„	„	1 „	2—3	„
Elster	„	„	2 „	4—5	„
Star	„	„	2 „	5—7	„
Sperling	„	„	2—3 „	4—6	„
Baumläufer	„	„	2 „	6—10	„
Straufs	„	„	— „	12—18	„
Fasan	„	„	1 „	12—20	„
Rebhuhn	„	„	1 „	15—20	„
Haushuhn	„	„	— „	100 u. mehr	„
Hausente	„	„	— „	40—50	„

Krokodil	produziert	jährlich	1 mal	40—70	Eier.
Eidechse	„	„	1 „	8—12	„
Ringelnatter	„	„	1 „	20—35	„
Seeschildkröte	„	„	1 „	100—180	„
Frosch	„	„	1 „	2500—3800	„

Zitterrochen	produziert	jährlich	2 mal	2—6	Junge.
Hausen	„	„	etwa	3 000 000	Eier.
Lachs	„	„	„	20 000	„
Barbe	„	„	„	8000	„
Schleihe	„	„	„	290 000	„
Stichling	„	„	„	200	„

Ganz aufserordentliche Differenzen finden sich in den verschiedenen Klassen der wirbellosen Tiere. So produziert unter den Mollusken die Gartenschnecke jährlich nur 30—70 Eier, die Auster 1 000 000, unter den Arthropoden der Seidenschmetterling jährlich 300—400, eine Biene etwa 10 000, Carcinus maenas bis 3 000 000 Eier, die Blattlaus in 8 Tagen 70—90 Junge.

Suchen wir nun zunächst die physiologischen Momente auf, welche die verschiedenen Grade der Fruchtbarkeit bedingen. Die Fruchtbarkeit eines Tiers ist offenbar um so gröfser, je beträchtlicher die Menge des von ihm produzierten Bildungsmaterials, und zweitens je gröfser die Anzahl neuer Individuen, welche aus einer gegebenen Quantität jenes Materials entstehen, mit andern Worten, je geringer die aus dem mütterlichen Material bestrittenen Bedürfnisse je eines Keims sind. Beide Faktoren variieren bei verschiedenen Tieren in so enormem Umfange, dafs aus den Kombinationen ihrer wechselnden Werte alle die wirklich vorhandenen Differenzen der Fruchtbarkeit mit Notwendigkeit resultieren. Was den ersten Faktor, die Menge des vom Muttertier produzierten Fortpflanzungsmaterials, betrifft, so müssen wir von der Anschauung ausgehen, dafs dieses Material eine Ausgabe des individuellen Haushalts ist, welche dem eignen Bestand dieses nicht zu gute kommt. Zur Bestreitung derselben bedarf es daher eines Überschusses der Einnahmen über dasjenige Quantum, welches der Unterhalt des individuellen Lebens in Anspruch nimmt, wenn letzteres nicht durch Entziehung eines Teils seiner Subsistenzmittel zu gunsten des Lebens der Gattung beeinträchtigt werden soll. LEUCKART hat die Menge dieses Überschusses für eine grofse Reihe tierischer Haushaltungen direkt zu bemessen gesucht, indem er bei den einzelnen Gattungen das Gewicht eines Muttertiers und das Gewicht eines Keims in der Verfassung, in welcher derselbe den mütterlichen Organismus verläfst, d. i. also die Menge des zu einem neuen Individuum verwendeten mütterlichen Materials, und die Zahl der im Zeitraum eines Jahrs produzierten Nachkommen bestimmte. Multipliziert man das Gewicht eines Nachkommen mit der Zahl der jährlich produzierten, so erfährt man die absolute Menge des jährlich von einem Individuum erübrigten Zeugungsmaterials, also die gesuchte Ausgabegröfse, welche man nun noch, um vergleichsfähige Werte zu gewinnen, sämtlich auf ein gleiches Mafs, d. i. auf die Gewichtseinheit des Muttertiers, zu reduzieren hat. Es versteht sich von selbst, dafs man auf diese Weise nur sehr ungefähre Werte erhält, da die einzelnen Bestimmungen zum Teil nur approximativ ausführbar sind und beträchtliche Schwankungen bei verschiedenen Individuen derselben Art vorkommen.

Einige Beispiele aus LEUCKARTS Tabelle zur Erläuterung der Berechnungsmethode und als Belege für die Resultate. Nehmen wir an, dafs ein menschliches Weib von 55 000 g Gewicht jährlich einen Nachkommen von 4000 g produziert, so beträgt die jährliche Zeugungsausgabe 7,3 % des mütterlichen

ganismus, bei einem Schwein von 90 000 g dagegen, welches jährlich etwa Nachkommen von je 2400 g, also in summa 48 000 g Zeugungsmaterial liefert, %. Nach dem gleichen Prinzip berechnet sich die Zeugungsausgabe beim erschweinchen auf 200%, bei der Maus sogar zu 295%; unter den Vögeln rägt dieselbe beim Bussard 13%, bei der Krähe 40%, bei der Grasmücke %, beim Leghuhn (von 900 g mit jährlich 100 Eiern à 44 g) 500%; unter Amphibien beim Frosch trotz der jährlichen Erzeugung von 2800 Nachmen doch nur 15,5%, bei der Ringelnatter bei 30 Nachkommen 45,5%; er den Fischen beim Stichling mit 180 Eiern 24,4%, bei der Schleihe mit 000 Eiern 20%, bei dem Hering mit 47 000 Eiern 23%. Aus der Klasse der Everraten erwähnen wir nur ein einziges extremes Beispiel: eine Bienenkönigin duziert jährlich etwa 11 000% Bildungsmaterial, also 22 mal soviel als ein huhn. LEUCKART bezeichnet daher die Bienenkönigin, bei welcher der in le stehende Faktor so enorm hoch ist, als eine Art Eimaschine, deren Thäkeit fast ganz in der Produktion von Eiern aufgeht.

Es fragt sich nun, welche Momente im individuellen Haust die mögliche Gröfse der Ersparnisse bestimmen, welche stände z. B. beim Leghuhn die jährliche Erübrigung des fünfhen seines Körpergewichts für die Zeugungsausgaben zulassen, hrend letztere beim Menschen und vielen Tieren immer nur en kleineren oder gröfseren Bruchteil des Körpergewichts begen. Im allgemeinen lautet LEUCKARTS Antwort hierauf: „Je stiger sich das Verhältnis zwischen Erwerb und Verbrauch, die anz zwischen den Einnahmen und Ausgaben gestaltet, desto neller wird ein Überschufs herbeigeschafft, desto mehr das zurückegte Kapital in bestimmter Zeit anwachsen.“ Trefflich weist er ann die speziellen Zweige des individuellen Haushalts nach, denen hauptsächlich die Gestaltung der Bilanz abhängt. Die tspieligste Funktion des tierischen Organismus ist die Begung; die Ernährung der Muskeln, der Wiederersatz des mit er Thätigkeit verknüpften Stoffverbrauchs beansprucht das meiste terial und bestimmt mittelbar die Gröfse der meisten übrigen sgaben. Je gröfser die Last des fortzubewegenden Körpers, je fangreicher, energischer, häufiger und anhaltender die durch die bensweise, den Nahrungserwerb u. s. w. notwendig gemachten wegungen sind, desto beträchtlicher ist der Konsum an Errungsmaterial für die Muskeln. Es erklärt sich daher die ingere Menge des Zeugungsmaterials bei gröfseren Tieren überpt aus dem ungünstigen Verhältnis zwischen der zu bewegenden sse und der Gröfse der Bewegungskraft, da mit der zunehmenden öfse das Körpergewicht im Kubus, die Bewegungskraft, welche n Querschnitt der Muskeln proportional ist, nur im Quadrat chst. Die genannten Umstände erklären ferner die gröfsere Proktivität eines Leghuhns gegenüber derjenigen eines Zugvogels er noch mehr einer Fledermaus, welche gewisse bei den Vögeln rhandene, die Anstrengung beim Fliegen vermindernde Organiionsverhältnisse entbehrt. Es erklärt sich ferner aus dem Begungsaufwand die aufserordentlich geringe Produktivität eines

Zugpferds u. s. w. Während so auf der einen Seite die unvermeidliche Gröfse gewisser Ausgaben eine Ersparnis begünstigt oder beeinträchtigt, können wir auf der andren Seite die faktischen Fruchtbarkeitsdifferenzen zu einem guten Teil auch auf die günstigen oder ungünstigen Verhältnisse der Einnahmen zurückführen. Wären die Zuflufsquellen des Organismus unbeschränkt, so dafs unter allen Umständen eine beliebige Anpassung derselben an das Ausgabebudget möglich wäre, so würden auch mit Leichtigkeit selbst bei den ungünstigsten Verhältnissen des letzteren Überschüsse zur Bildung von Zeugungsstoffen erzielt werden können. Allein dem ist nicht so. Erstens sind der Einnahmefähigkeit gewisse Grenzen durch die Organisation gesteckt; der Tierkörper kann nur ein bestimmtes Stoffmafs sich zu eigen machen, dasselbe aber trotz der ungehinderten Einfuhr von Nahrungsmitteln in den Darmkanal nicht überschreiten. Es bedarf nur eines Hinweises auf die zutage liegenden Ursachen dieser Beschränkung: die Menge und Verdauungskraft der sezernierten Darmsäfte, die Gröfse der Resorptionsfläche des Darmrohrs u. s. w. führen vermöge ihrer eignen Begrenzung notwendig zu einer solchen des Einnahmequantums. Zweitens liegt es an mannigfachen äufseren Verhältnissen, dafs durchaus nicht immer das mögliche Einnahmemaximum wirklich erreicht wird, und drittens ist bei manchen Tieren der Erwerb der Einnahme selbst mit Ausgaben verbunden, welche mit der Gröfse der Einnahme steigen, daher den Vorteil der vergröfserten Zufuhr teilweise aufheben. Von diesen Gesichtspunkten aus erklärt sich die Erfahrung, dafs die Produktivität unsrer Haustiere mit der Reichlichkeit der Nahrung bis zu gewissen Graden gesteigert werden kann, dafs *ceteris paribus* alle Tiere fruchtbarer sind, welche ihre Nahrungsmittel zu jeder Zeit in reicher Menge vorfinden, dieselben nicht erst unter Aufbietung beträchtlicher Muskelanstrengungen aufsuchen und sich aneignen müssen, dafs demnach im allgemeinen die Pflanzenfresser fruchtbarer als die Fleischfresser, unter letzteren die eigentlichen Raubtiere am wenigsten produktiv sind.

Weit gröfsere Differenzen als die Produktivität der verschiedenen Tiergattungen an Bildungsmaterial bietet der zweite Faktor der Fruchtbarkeit, die Gröfse der embryonalen Bedürfnisse, mit andern Worten, die Ausgabe des mütterlichen Organismus für je ein neues Individuum. Es lehrt dies schon eine oberflächliche Betrachtung, ein Vergleich der Verhältnisse beim Menschen, wo nicht allein die ganze Summe des jährlich produzierten Zeugungsmaterials auf die Erzeugung eines einzigen Individuum verwendet wird, sondern ebendasselbe auch nach vollendeter Entwickelung längere Zeit Kostgänger des mütterlichen Organismus bleibt, mit den Verhältnissen beim Frosch z. B., bei welchem sich die jährlich verausgabten 15,5 % Zeugungsstoffe auf ca. 2800 neue Individuen

verteilen, so daſs auf eines derselben nur 0,008 % Material kommen. LEUCKART hat eine Tabelle für die Gröſse der embryonalen Bedürfnisse der verschiedenen Tiere unmittelbar aus den für die Produktivität des Mutterkörpers benutzten Daten berechnet, indem er als Maſs dieser Gröſse das Gewicht eines neugeborenen Jungen oder Eies, in Prozenten des Muttergewichts ausgedrückt, aufstellt. Es ergibt sich diese Gröſse, um einige Beispiele zu nennen, für den Menschen zu 7,3 %, für das Schaf 20 %, für das Meerschweinchen 8 %, für die Maus 8,5 %, für den Bussard 5,5 %, für die Krähe und das Haushuhn 5 %, für die Grasmücke 10,8 %, für die Ringelnatter 3,3 %, für den Frosch 0,008 %, für den Stichling 0,12 %, für die Schleihe 0,0013 %, für den Hering nur 0,0005 %. Im allgemeinen lehren diese und alle übrigen Zahlen der LEUCKARTschen Tabelle unzweideutig, daſs die Gröſse der embryonalen Bedürfnisse mit der Vereinfachung der Organisation abnimmt. Als Mittelwerte für die einzelnen Tierklassen berechnet LEUCKART folgende Zahlen. Bei den Säugetieren beträgt die in Rede stehende Gröſse 10 %, bei den Vögeln 8 %, bei den beschuppten Amphibien 5 %, bei den nackten 0,312 %, bei den Plagiostomen 5 %, bei den Knochenfischen 0,09 %. Bei den wirbellosen Tieren stellen sich durchweg niedrige Werte heraus. Je gröſser die Individuenzahl ist, auf welche der mütterliche Organismus das erübrigte Material verteilen kann, desto gröſser die Fruchtbarkeit; da dieses Verhältnis bei den niedrigen Tierklassen immer günstiger sich gestaltet, so sehen wir auch im allgemeinen die Fruchtbarkeit, d. h. die Zahl der von einem Individuum gelieferten neuen Individuen, beim Herabsteigen in der Tierreihe in enormem Grade zunehmen, trotzdem daſs die Gesamtmenge des Bildungsmaterials bei niedrigen Tieren zum Teil geringer als bei Vögeln und Säugetieren ist. Inwiefern die Vereinfachung des Organismus die Gröſse der embryonalen Bedürfnisse zu vermindern vermag, läſst sich nur in allgemeinen Andeutungen sagen. Je einfacher der Organismus, je weniger kompliziert seine einzelnen Apparate sind, desto kürzer ist die Dauer des Entwickelungsprozesses, desto geringeres Material ist zur Durchführung desselben erforderlich. Es ist aber noch ein zweites Moment von wesentlichem Einfluſs auf die Gröſse der embryonalen Bedürfnisse, d. i. der Entwickelungsgrad, in welchem die Jungen geboren werden. Die Ausgaben der Mutter für je ein Individuum werden notwendig um so geringer, je unvollkommener der Zustand ist, bis zu welchem der Keim die Bestreitung des Entwickelungsaufwands von seiten der Mutter beansprucht, gleichviel ob diese Entwickelungsstufe innerhalb des mütterlichen Organismus oder erst auſserhalb mit Hilfe der erhaltenen Mitgift erreicht wird. Der Mensch wird in nahezu vollendeter Entwickelung geboren, bezieht nicht allein bis zur Geburt, sondern auch nach derselben alles Ernährungsmaterial ausschlieſslich von der Mutter, kein Wunder, wenn daher die embryonalen Bedürfnisse beim Menschen und den

Säugetieren überhaupt sehr beträchtlich ausfallen; die Zahlen LEUCKARTS sind entschieden zu niedrig für dieselben, da sie ohne Berücksichtigung der enormen Ausgabe des mütterlichen Organismus an Milch zur Ernährung *post partum* berechnet sind. Einen auffallenden Beweis für das hier besprochene Abhängigkeitsverhältnis liefert eine Vergleichung des Huhns und Frosches; bei ersterem betragen die embryonalen Bedürfnisse 5 %, bei letzterem nur 0,008 % des mütterlichen Körpergewichts. Es erklärt sich diese Differenz zu einem kleinen Teile aus der allgemeinen Verschiedenheit der Organisation beider Tiere, zum gröfsten Teil aber aus dem Umstande, dafs das Huhn genötigt ist, dem Ei das sämtliche Material, welches dasselbe bis zur vollendeten Entwickelung des Embryo bedarf, an die Aufsenwelt mitzugeben, während das Froschei nur über eine sehr kleine Mitgift zur Grundlegung für den Embryo verfügt, das übrige Material dagegen von der Aufsenwelt bezieht. Wahrscheinlich reicht das mütterliche Material nicht einmal vollständig bis zur Ausbildung jener unvollkommenen Larvenform, in welcher der Embryo dem Ei entschlüpft, um eine eigne Wirtschaft anzufangen und aus selbständigem Erwerb seine beträchtlichen weiteren Ausbildungskosten zu bestreiten. Eine solche stiefmütterliche Begabung des Eies vom Mutterkörper aus ist in höherem Grade bei Wassertieren als bei Landtieren möglich, da das Wasser weit günstigere Verhältnisse für eine frühzeitige selbständige Nahrungsaufnahme von aufsen den noch unvollkommen entwickelten Keimen oder Embryonen oder „Larven" darbietet als das Land. Aus diesem Gesichtspunkt sucht LEUCKART die empirisch konstatierte gröfsere Fruchtbarkeit der Wassertiere im allgemeinen derjenigen der Landtiere gegenüber zu erklären.

So weit die physiologische Begründung der Fruchtbarkeitsdifferenzen; eine fernere Frage ist, welche Beziehungen zwischen diesen existenzschaffenden Bedingungen und dem schliefslichen Ergebnis derselben, der Erhaltung der jetzt lebenden Tier- und Pflanzenarten, bestehen. Denn dafs überhaupt solche vorhanden sein müssen, läfst sich *a priori* voraussetzen, und zwar nicht etwa auf Grund teleologischer Anschauungen, welche in den einander auf das genaueste angepafsten Einrichtungen der organischen Wesen das Walten eines der Natur an und für sich ganz fremden Zweckmäfsigkeitsprinzips erkennen wollen, sondern auf Grund des von DARWIN scharf und klar entwickelten, mit blinder Notwendigkeit waltenden Gesetzes der natürlichen Zuchtwahl. Von diesem Standpunkte aus, nach welchem die Lebensmöglichkeit jedes Organismus eine mathematische Funktion der ihm innewohnenden Leistungsfähigkeit ist, dürfen wir aber eine innige Proportionalität zwischen Vergänglichkeit und Produktivität bei den einzelnen Tier- und Pflanzenarten erwarten. Wir werden eine um so gröfsere Fruchtbarkeit vermuten dürfen, je schwieriger es die Keime haben, um die zu ihrer vollendeten Entwickelung erforderlichen äufseren Bedingungen zu finden, je mehr

en zu Grunde gehen, bevor sie ihre Bestimmung, als Ersatz
n Tode verfallenen älteren Generationsglieder zu dienen und
ieues Material zur Erhaltung der Art zu liefern, erreicht haben.
ıer Tierart z. B., bei welcher von tausend Keimen durch-
ich nur einer wirklich zum vollkommenen, zeugungsfähigen
uum auswächst, erscheint uns die Begabung mit einer hundert-
rößeren Fruchtbarkeit am Platze, einer Art gegenüber, bei
: von nur zehn Keimen durchschnittlich ein einziger zur vollen
lung und Funktionierung im Haushalt der Art gelangt. Um-
welche die Vergänglichkeit der Keime oder auch der bereits
isgebildeten Individuen übermäßig zu steigern geeignet sind, und
törendem Einfluß durch eine hochgradig gesteigerte Fruchtbar-
wirksamster Weise begegnet ist, gibt es sehr viele. Von der mit
anz ungeheuren Fruchtbarkeit begabten Tänia wissen wir, daß
Millionen aus dem Wohnort des Muttertiers entleerten Keimen
ns einigen wenigen gelingt, nach Durchlaufung verschiedener
orphosen in einen gleichen Wohnort einzuwandern, um da-
ihre Entwickelung zu vollenden. Andre Tierarten wiederum,
sich durch eine große Produktivität auszeichnen, sehen wir
teten und heftigen Verfolgung durch zahlreiche überlegene
ausgesetzt, während ihnen selbst direkte Schutzmittel (Ver-
ngswaffen, Muskelkraft, Hautpanzer, Lauffähigkeit, Verbor-
t des Aufenthalts) entweder fehlen oder in höchst mangel-
Ausbildung zugemessen sind. Kurz, es dürfte sich wohl kaum
'ierart finden, deren allgemeine Lebensverhältnisse keinerlei
spunkte gewähren sollten, um die erwartete Proportionalität
en Fruchtbarkeit und Vergänglichkeit nachzuweisen. Eine
re Durchführung dieser Betrachtungen liegt außerhalb unsrer
wir haben hier nur als die evidente Folge jener durchgängig
denen Proportionalität die Thatsache hinzustellen, daß sich,
die Beobachtung zurückreicht, die Zahl der lebenden Wesen
upt, aber auch die Individuenzahl der meisten Gattungen,
wesentlich vermehrt noch vermindert. Wo die Statistik eine
che Vermehrung einer einzelnen Art nachweist, findet sich
äßig eine entsprechende Verminderung einer oder mehrerer
Arten, auf deren Kosten jene erste gewachsen ist; umge-
kompensiert sich jede Verminderung einer Art durch eine Ver-
ng ihrer natürlichen Feinde.

VON DER GESCHLECHTLICHEN ZEUGUNG.

ERSTES KAPITEL.

VON DEN GESCHLECHTERN.

§ 163.

Allgemeine Charakteristik der Geschlechter. Wir haben im vorhergehenden das Wesen der geschlechtlichen Zeugung, welche uns im folgenden ausschliefslich beschäftigen wird, in der notwendigen Vereinigung zweier differenter tierischer Sekrete, die als Samen und Ei bezeichnet wurden, gefunden. Die Produktion des einen oder des andren dieser beiden Sekrete charakterisiert das Geschlecht eines individuellen Organismus, und zwar bildet die Sekretion der als Samen bezeichneten Mischung das wesentliche Merkmal des männlichen Geschlechts, die Bildung von Eiern das des weiblichen Geschlechts; Samen und Ei werden dementsprechend als männliche und weibliche Geschlechtsstoffe bezeichnet. Alle übrigen Geschlechtsverschiedenheiten, d. h. alle übrigen Eigentümlichkeiten der Organisation und der Lebenserscheinungen, welche in verschiedener Art und verschiedenem Grade bei verschiedenen Tiergattungen konstant mit der Existenz männlicher und weiblicher Geschlechtsstoffe bei einem Individuum verbunden sind, können nur als unwesentliche betrachtet werden. Es gibt Tiergattungen, bei welchen alle Geschlechtsverschiedenheiten auf die einzige, allein charakteristische, das Vorhandensein von Eiern oder Samen in den völlig gleich gebauten Geschlechtsdrüsen, reduziert sind. Es gibt ferner zahlreiche Gattungen, bei welchen der individuelle Organismus gar kein spezifisches geschlechtliches Gepräge besitzt, indem derselbe gleichzeitig mit der Produktion beider Geschlechtsstoffe beauftragt ist. Wir wollen im folgenden Bedeutung und Wert der wesentlichen und unwesentlichen Geschlechtsverschiedenheiten näher zu würdigen versuchen.

Obenan steht der scheinbar paradoxe Satz, dafs alle Geschlechtsverschiedenheiten ohne Ausnahme nur Modifikationen identischer, beiden Geschlechtern gemeinsamer Grundbildungen sind; es gibt keine dem männlichen oder weiblichen Geschlecht ausschliefslich angehörige Eigentümlichkeit, welche nicht ein vollständiges Analogon im andren Geschlecht aufzuweisen hätte. Selbst Samen und Ei sind nur verschiedene Entwickelungsprodukte als identisch zu betrachtender Keimzellen, und diese wieder die Produkte vollständig analoger aus identischer Anlage hervorgegangener Bildungsapparate. Wir werden unten die Beweise für diese

Analogie von Samen und Ei, Hode und Ovarium bei der Betrachtung ihrer Genese beibringen. Für alle übrigen Geschlechtsverschiedenheiten ist es leicht zu beweisen, wie sie mittelbar durch das Vorhandensein des einen oder des andren Zeugungsstoffs, ferner durch die Verpflichtung des individuellen Organismus bedingt sind für die Herstellung aller Bedingungen zu sorgen, an welche die Erfüllung der physiologischen Aufgabe des ihm zuerteilten Keimstoffs geknüpft ist, ebenso leicht aber auch, für jede solche männliche oder weibliche Zeugungseinrichtung das Analogon im andren Geschlecht aufzufinden. Nur wenige Beispiele. Bei einer grofsen Anzahl von Tieren ist das Zusammenkommen beider Geschlechtsstoffe innerhalb des weiblichen Organismus, unweit der Bereitungsstätte der Eier, notwendig gemacht, sei es durch den Umstand, dafs das befruchtete Ei seine vollständige Entwickelung innerhalb des weiblichen Organismus durchläuft, sei es deshalb, weil das Ei nach seinem Austritt aus dem Körper mit Schutzhüllen versehen ist, welche dem Eindringen der Samenelemente einen unüberwindlichen Widerstand entgegensetzen würden, oder endlich um das Zusammentreffen beider Stoffe, welche sich in dem äufseren Medium leicht verfehlen könnten, zu sichern. In allen diesen Fällen waren Apparate zur Überführung des Samens in die weiblichen Geschlechtsteile und zur Zuleitung desselben zu den Eiern erforderlich, wie wir ihnen auch thatsächlich in den mannigfachen aktiven und passiven Begattungswerkzeugen der Männchen und Weibchen begegnen. Wie sehr verschieden erscheint auf den ersten Blick das aktive Begattungsorgan des männlichen Säugetiers, der Penis, von den passiven Organen des Weibchens, Vulva, Vagina und Uterus; und dennoch lehrt uns die Entwickelungsgeschichte der Genitalien auf das unzweideutigste, dafs der Penis des Mannes identisch ist mit der weiblichen Klitoris, das Skrotum identisch mit den grofsen Schamlippen, die *vesicula prostatica* mit Scheide, Uterus und Tuben. Überhaupt stellt uns nichts leichter auf den richtigen Standpunkt bei Betrachtung der Geschlechtsverschiedenheiten als die Wahrnehmung, dafs ursprünglich alle Embryonen *geschlechtlich vollkommen indifferent*, mithin von Grund aus nach einem übereinstimmenden Plane aufgebaut werden. Nachdem der Embryo bereits in allen Hauptteilen angelegt ist, ohne dafs sich eine Andeutung geschlechtlicher Differenzierung zeigte, entsteht in seiner Leibeshöhle und aufserhalb derselben ein Komplex eigentümlicher Gebilde, die Grundlage des späteren Genitalapparats, in ganz gleicher Form bei allen Embryonen. Auch diese erste Grundlage ist noch als *indifferent* zu betrachten, als befähigt, entweder zu einem weiblichen oder zu einem männlichen Genitalapparat sich umzugestalten, und zwar lediglich durch kleine Abänderungen in dem Entwickelungsgange ihrer einzelnen Teile, Verkümmerung oder Stehenbleiben auf niedrigen Stufen gewisser Teile bei dem einen Geschlecht, die bei dem andren

vorzugsweise weiter entwickelt werden u. s. w. Manche Geschlechtseigentümlicheit kommt sogar erst in späteren Lebensperioden, im erwachsenen Tiere zur Ausbildung. So sehen wir beim Menschen einen grofsen Teil der Geschlechtseigentümlichkeiten, alle jene auffallenden Verschiedenheiten der Körperform und Ausbildung einzelner Organe und Organensysteme, welche dem ganzen Körper das geschlechtliche Gepräge aufdrücken, erst in späteren Lebensjahren, beim Manne im 17. bis 18. Lebensjahre, bei der Frau etwas früher, plötzlich durch Modifikationen des Wachstums und der Ernährung zustande kommen. Wir erhalten die Gewifsheit der geschlechtlichen Bedeutung aller dieser, zum Teil in keinen offenbaren Zusammenhang mit der Zeugungsthätigkeit zu bringenden Eigentümlichkeiten durch die Wahrnehmung, dafs diese Umwandlungen mit der ersten Produktion reifer, funktionsfähiger Geschlechtsstoffe in den Geschlechtsdrüsen zeitlich zusammenfallen und ausbleiben, wenn diese Produktion durch irgend welche Umstände gehemmt wird.

Die indifferente Anlage der inneren Geschlechtsapparate besteht aus folgenden Teilen. In der Bauchhöhle zu beiden Seiten der Wirbelsäule entwickeln sich in ziemlich früher Zeit die sogenannten Wolffschen[1] oder Okenschen Körper (Primordialnieren, Jacobson; Urnieren, Rathke; Mesonephros, Balfour), die ersten Drüsen des Embryo, und zwar ihrer Bedeutung nach Nieren, welche vor der Entstehung der wahren Nieren die ersten Auswurfsstoffe des Stoffwechsels ausscheiden. Jeder solche Wolffsche Körper besteht aus einem langen hohlen Gang, dem Wolffschen Gang (*a* Fig. 197), dessen oberes blindes Ende *b* bläschenförmig aufgetrieben erscheint und dessen unteres Ende frei in die Allantoishöhle mündet. An der inneren medialen Seite des oberen Stücks dieses Gangs entspringt eine Anzahl kurzer, einander parallel verlaufender, geschlängelter Blinddärmchen *c*, welche von zahlreichen (stellenweise Glomeruli bildenden) Blutgefäfsen umsponnen werden. Da eine spezielle Entwickelungsgeschichte der einzelnen Körperteile nicht in unsrem Plane liegt, so können wir uns auf eine nähere Beschreibung dieser Organe nicht einlassen, sondern müssen wegen derselben auf die unten verzeichneten Schriften verweisen.[2] Ursprünglich hielt man die Wolffschen Körper für die Anlagen der bleibenden Nieren, jetzt weifs man, dafs letztere bei allen höheren Wirbeltieren (Vögel, Säugetiere, Mensch) am unteren Ende des Wolffschen Ganges dicht oberhalb seiner Ausmündung in die Allantois als selbständige Bildungen hervorsprossen (Kupffer[3]), an welchen sich beteiligen erstens ein dorsaler Auswuchs des Wolffschen Ganges selbst, welcher den Ureter und die Sammelröhren der Niere liefert, zweitens eine gesonderte kopfwärts und in einiger Ausdehnung auch dorsalwärts zum Wolffschen Körper gelegene Zellmasse

Fig. 197.

---

[1] C. F. Wolff, *Theoria generationis.* Halis 1774. § 229.

[2] Rathke, *Beitr. z. Geschichte d. Thierwelt.* 3. Abth., *Schriften der naturf. Ges. zu Danzig.* 1825, *Entwickl. d. Natter.* Königsberg 1839. — J. Mueller, *Bildungsgesch. d. Genitalien.* Düsseldorf 1830, u. Meckel's *Arch.* 1829. p. 62. — K. E. v. Baer, *Entwickl. der Thiere.* Bd. I. p. 63. — Bischoff, *Entwickl. d. Säugeth. u. d. Menschen.* p. 342. — Kobelt, *Der Nebeneierstock d. Weibes* u. s. w. Heidelberg 1847. — Waldeyer, *Eierstock u. Ei.* Leipzig 1870. p. 101 u. fg. — Schenk, *Lehrb. d. vergl. Embryologie der Wirbelthiere.* Wien 1874. p. 119. — Koelliker, *Entwicklungsgesch. d. Menschen* u. s. w. 2. Aufl. Leipzig 1876—79. p. 955. — Balfour, *Handb. d. vergleichenden Embryologie.* Aus d. Englischen übers. v. Vetter. Jena 1880—81. Bd. II. p. 621 (641). — Sedgwick, s. bei Balfour, a. a. O.

[3] Kupffer, *Arch. f. mikr. Anat.* 1865. Bd. I. p. 233, 1866. Bd. II. p. 473.

(Metanephros), zu welcher die Sprossung des Wolffschen Kanals emporwächst und aus welcher sich die übrigen Abschnitte der Harnkanälchen entwickeln (Balfour und Sedgwick[1]). Nur bei den niederen Klassen der Wirbeltiere (Fische, Amphibien) persistiert der Wolffsche Körper zeitlebens als Niere.[2] Die Funktion desselben als embryonales Ausscheidungsorgan ist für Mensch, Säugetiere und Vögel nur eine provisorische, von bleibender Bedeutung wird er indessen dadurch, dafs er sich auf eine gleich zu beschreibende Weise zu einem Teile des Genitalapparats umgestaltet. Am inneren Rande jedes Wolffschen Körpers (*a* Fig. 198) entwickelt sich ein kleines längliches, bohnen- oder nierenförmiges Zellenhäufchen, einem Teil der Blinddärmchen dicht anliegend, *b*. Gleichzeitig entsteht ein anfangs solider, später hohl werdender Faden, der sogenannte Muellersche Faden oder Gang *c*, welcher über die vordere Fläche der Blinddärmchen der Wolffschen Drüsen nach innen von dem Wolffschen Gange herablaufend, oben mit einem Kölbchen *d* beginnt, mit seinem unteren Ende sich um den Wolffschen Gang herumschlägt, um neben oder hinter ihm in die Allantoisblase einzumünden. Diese drei Teile: Wolffscher Körper, das nierentörmige Zellenhäufchen und der Muellersche Gang bilden die erste indifferente Grundlage der inneren Geschlechtsorgane in gleicher Weise bei allen Embryonen; keine präformierte Eigentümlichkeit verrät, ob sie später zu männlichen oder weiblichen Teilen werden. Die Art und Weise, wie diese Umwandlung geschieht, die spezielle Metamorphose der einzelnen Teile bei dem einen und andren Geschlecht sind lange streitig gewesen, jetzt aber vor allem durch die Forschungen von J. Mueller, Rathke und Kobelt in ihren Hauptpunkten über jeden Zweifel festgestellt, und zwar folgendermafsen. Bei der Entwickelung männlicher Organe wird das Zellenhäufchen *b* zum Hoden, indem seine Zellen sich zu querverlaufenden Reihen ordnen und diese Reihen zu den Samenkanälchen sich umwandeln. Diejenigen Blinddärmchen des Wolffschen Körpers, welche mit ihren Enden dem Hoden anliegen, treten mit ihm und seinen Kanälen in Verbindung und bilden so jedes für sich ein *vas efferens* desselben, welches sodann durch Wachstum und knäueltörmige Schlängelung seines vom Hoden abgewendeten Anfangsstücks zu einem *conus vasculosus* des Nebenhodens sich umgestaltet. Die oberen Blinddärmchen des Wolffschen Körpers, welche mit ihren blinden Enden den Hoden nicht erreichen, verkümmern und gehen zu Grunde; Reste von ihnen finden sich zuweilen als rudimentäre Bläschen noch auf dem Nebenhoden. Die unteren, dem Hoden ebenfalls nicht anliegenden Blinddärmchen verkümmern in der Regel auch, einzelne von ihnen entwickeln sich aber in ähnlicher Weise, wie die *vasa efferentia*, weiter, wachsen, bilden Knäuel, und stellen so die sogenannten *vasa aberrantia Halleri* des Nebenhodens dar. Der Wolffsche Gang wird zum Ausführungsgang der männlichen Keimdrüse, sein oberer Teil zu dem stark gewundenen Kanal des Nebenhodenschwanzes, sein unterer zum *vas deferens* mit seinen sekundären Ausbuchtungen, den Samenblasen. Der Muellersche Gang obliteriert, sobald die Entwickelung männlicher Sexualapparate entschieden ist, und zwar beim Kaninchen nach Koelliker vollständig; beim Menschen dagegen und bei vielen Säugetieren verschmelzen die unteren Teile der beiderseitigen Muellerschen Gänge, wie bei dem weiblichen Geschlecht, zu einem unpaaren Kanal, dessen

Fig. 198.



[1] Balfour, a. a. O.
[2] v. Wittich, *Ztschr. f. wiss. Zool.* 1853. Bd. IV. p. 125 u. 168.

Rest beim Erwachsenen die von MORGAGNI entdeckte, in der Prostata eingeschlossene Blase, *vesicula prostatica*, darstellt. Da bei dem Weibe der verschmolzene untere Teil der MUELLERschen Gänge zur Bildung von Uterus und Scheide verwandt wird, so hat E. H. WEBER[1] der *vesicula prostatica* den Namen des *uterus masculinus* gegeben. In weit entwickelterem Grade als beim Menschen ist dieses Organ von WEBER bei gewissen Säugetieren gefunden und seine vollständige Identität mit dem weiblichen Uterus auch durch die mit letzterem übereinstimmende Form konstatiert worden. So findet sich beim Biber ein weiblicher *uterus bicornis*, demgemäfs bildet auch der rudimentäre männliche Uterus eine lange, in zwei blind und spitz endigende Hörner auslaufende Blase. Beim Menschen entspricht die *vesicula prostatica*, wie es scheint, der Scheide allein.[2] Ob KOBELTS[3] Angabe richtig ist, dafs auch das obere Ende des MUELLERschen Ganges in Gestalt eines dünnen Fadens erhalten bleibt, welcher über den vorderen Rand des Nebenhodens herabläuft, oben mit einem Knöpfchen, der sogenannten MORGAGNIschen Hydatide, beginnt und in seinem weiteren Verlauf mit dem Samenstrange sich innerhalb des Beckens verliert, ist noch nicht hinreichend festgestellt. Nach WALDEYER[4], welcher den fraglichen Anhang des Nebenhodens ebenfalls für das obere Ende des MUELLERschen Ganges hält, wäre die MORGAGNIsche Hydatide das Homologon der *pars infundibuliformis tubae* beim Weibe, während FLEISCHL[5] in ihr ein rudimentäres Ovarium masculinum erblickt, und KOELLIKER[6] mit ROTH auf jede bestimmte Deutung verzichtet. Die Bildung der weiblichen inneren Genitalien aus der beschriebenen indifferenten Anlage geht auf folgende Weise vor sich. Das Zellenhäufchen *b* wird zur weiblichen Keimdrüse, dem Ovarium, indem auch hier, wie wir unten erörtern werden, mit Zellen ausgekleidete Schläuche, aus denen später die Follikel sich abschnüren, entstehen. Während dieser Umwandlung lagert sich der WOLFFsche Körper horizontal mit aufwärts gerichteten Blinddärmchen, so dafs die Keimdrüse über ihm zu liegen kommt, später wendet sich die Keimdrüse nach unten. Die dem Ovarium anliegenden, in einen seichten Einschnitt desselben hineinragenden Blinddärmchen beginnen wie beim männlichen Geschlecht zu wachsen, sich zu schlängeln, jedes für sich einen *conus vasculosus* zu bilden, treten aber nicht mit den Drüsenelementen in offene Kommunikation, wie die *vasa efferentia* beim Mann. Die Gesamtheit dieser vom Hilus des Ovariums ausstrahlenden Knäuel bildet das sogenannte ROSENMUELLERsche Organ, *parovarium*, welches bei erwachsenen Menschen und Säugetieren häufig in der das Ovarium enthaltenden Bauchfellfalte deutlich aufzufinden und daher das unzweifelhafte Analogon des männlichen Nebenhodens ist.[7] Die übrigen Blinddärmchen des WOLFFschen Körpers verkümmern wie beim Manne. Während nun aber bei letzterem der WOLFFsche Gang sich zum Ausführungsgang der Keimdrüse ausbildet, verkümmert er beim Weibe; bei den Wiederkäuern finden sich seine Reste in Gestalt der sogenannten GARTNERschen Kanäle, welche oberhalb des Nebeneierstocks in der Bauchfellfalte verlaufen. Dafür entwickeln sich beim weiblichen Geschlecht die beim Manne obliterierenden MUELLERschen Gänge zu den Eileitungsorganen in folgender Weise. Durch sein Wachstum schlägt sich jeder dieser Gänge über den verkümmernden WOLFFschen Gang hinweg, so dafs, während ursprünglich der MUELLERsche Gang zwischen dem WOLFFschen und der Keimdrüse lag, nun umgekehrt der WOLFFsche Gang zwischen Eierstock und MUELLERschen Gang zu liegen kommt. Der obere Teil des letzteren

---

[1] E. H. WEBER, *Arch. für Anat. u. Physiol.* 1846. p. 421.
[2] LEUCKART, *Illustr. med. Ztg.* München 1852. Bd. I. p. 69.
[3] KOBELT, a. a. O.
[4] WALDEYER, a. a. O., u. *Arch. f. mikroskop. Anat.* 1877. Bd. XIII. p. 278. — L. LOEWE, ebenda. 1879. Bd. XVI. p. 15.
[5] FLEISCHL, in STRICKERS *Hdbch. d. Gewebelehre.* p. 1236.
[6] ROTH, *Ztschr. f. Anat. u. Entwicklungsgesch.* 1876. Bd. II. p. 128. — KOELLIKER, a. a. O. p. 984.
[7] Vgl. KOBELT, a. a. O., u. KOELLIKER, a. a. O. p. 986.

zur *tuba Fallopii*, indem sich unweit seines blinden Endes eine Öffnung
t, deren Ränder zu den Fimbrien der Tubamündung auswachsen, während
ursprüngliche blinde Ende auch bei Erwachsenen häufig als ein gestieltes,
Tuba anhängendes Bläschen sich noch vorfindet. Die unteren Teile der
erseitigen MUELLERschen Gänge verwachsen zu einem unpaaren Kanal, der
mehr und mehr erweitert, seine Wände verdickt und, indem er an einer
e eine Einschnürung erhält, zu Uterus und Scheide wird. Bei einigen
en werden auch die nächsten, an die verschmolzenen Teile angrenzenden
kchen der Gänge zur Uterusbildung verwendet, es entsteht dann ein so-
nnter *uterus bicornis*, oder der verwachsene Teil wird nur zur Scheide, und so
eht durch selbständige Erweiterung beider angrenzender Gangpartien ein
us duplex. Zum besseren Verständnis der erörterten geschlechtlichen

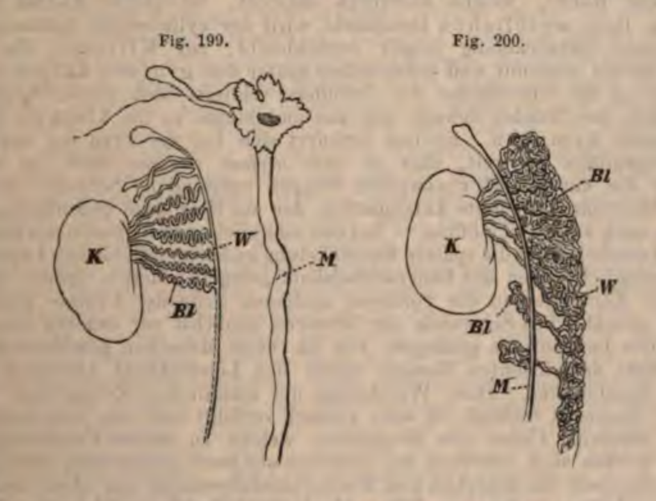


Fig. 199. Fig. 200.

renzierung der indifferenten Anlage mögen die beigefügten schematischen
nungen dienen, rechts die inneren Genitalien des Mannes, links die des
bes, die analogen Teile beiderseits mit gleichen Chiffern bezeichnet (*K*
drüse, *W* WOLFFscher Gang, *Bl* WOLFFsche Blinddärmchen, *M* MUELLER-
Gang). Der Unterschied der Bildung der inneren Genitalien bei beiden
hlechtern reduziert sich demnach darauf, daſs beim Manne der WOLFFsche,
der Frau der MUELLERsche Gang zum Ausführungsgang der Keimdrüse
, beim Manne der umgestaltete WOLFFsche Körper als Nebenhode bleibende
utung erhält, bei der Frau als Nebeneierstock verkümmert; aber jeder Teil
männlichen oder weiblichen Apparats hat im andren Geschlecht sein in
rung und Form analoges Seitenstück. Ganz ebenso verhält es sich mit den
eren Genitalien; auch hier findet sich eine einfache, bei allen Embryonen
tische Anlage, welche durch äuſserst geringfügige Modifikationen ihres
wickelungsgangs zu den anscheinend so verschiedenen Organen des männ-
n und weiblichen Geschlechts sich gestaltet. Am hinteren Leibesende des
ryo bildet sich in der vierten Woche eine Öffnung, in welche Darm und
ntois mitsamt den Urnierengängen gemeinsam ausmünden, und welche daher
Kloake bezeichnet wird. Später sondert sich durch die Entwickelung des
elfleisches die Darmöffnung als After von der vor ihr gelegenen Öffnung
Allantois, dem sogenannten *sinus urogenitalis*, ab, welcher letztere
n Namen daher erhalten hat, weil in ihn ebensowohl die Enden der Harn-
r als diejenigen der MUELLERschen Gänge auslaufen. Vor der Mündung
elben entwickelt sich bei allen Embryonen ein kleines Wärzchen, der

Geschlechtshöcker, welcher zu einem länglichen Cylinder mit einer vorderen etwas abgeschnürten Anschwellung auswächst und längs seiner Unterfläche eine rinnenförmige Aushöhlung erhält, die sich in die Öffnung des Sinus verliert. Zu beiden Seiten der Sinusmündung erheben sich darauf ein paar längliche Hautwülste, die Geschlechtsfalten. Soweit ist die Bildung bei allen Embryonen die gleiche; erst die ferneren Umwandlungen der genannten Teile gehen bei beiden Geschlechtern auseinander. Beim männlichen Geschlecht wird der Geschlechtshöcker zum Penis, die Geschlechtsfalten wachsen sich entgegen, schliefsen sich in der Mittellinie über der Öffnung des *sinus urogenitalis* und bilden den Hodensack; die Verwachsungslinie persistiert dauernd als Raphe. Gleichzeitig erheben sich auch die Rinnenränder des Geschlechtshöckers, nähern sich einander und verwachsen ebenfalls in der Mittellinie; die geschlossene Röhre, welche hierdurch entsteht, ist nichts Andres als die Urethra. Beim weiblichen Geschlecht wird der cylindrische Anhang, indem er in seiner Entwickelung relativ zurückbleibt, zur Klitoris, die beiden Wülste bleiben getrennt und entsprechen später den grofsen Schamlippen; die Rinne an der Unterfläche des Cylinders schliefst sich nicht, sondern erweitert sich, ihre Ränder dehnen sich aus und bilden so die kleinen Schamlippen oder Nymphen. Endlich verkürzt sich bei der Frau der sogenannte *sinus urogenitalis* so weit, dafs er zum *atrium vaginae* wird, in welchem einerseits die aus den MUELLERschen Gängen entstandene Scheide, anderseits das zur Harnröhre verengte Anfangsstück der zur Harnblase gewordenen Allantoispartie nach aufsen sich öffnet. — Bei den männlichen Embryonen der Säugetiere und des Menschen führt die spätere Entwickelung zu einem erheblichen Lagewechsel der ursprünglich neben der Bauchwirbelsäule gelegenen Hoden, indem dieselben von ihrem Keimlager an der vorderen medianen Seite der Urniere gleichzeitig mit dem allmählichen Schwunde der letzteren zunächst zur inneren Abdominalöffnung des Leistenrings gelangen, von da (beim Menschen gewöhnlich in der ersten Hälfte des siebenten Monats) durch den Leistenkanal hindurch in das Skrotum hinabrücken. Diese Wanderung der männlichen Keimdrüsen, der sogenannte *descensus testiculi*, ist sehr vielfach verfolgt und sehr verschiedenartig gedeutet worden. Unter den Momenten, welche zu seiner Erklärung herangezogen worden sind, scheinen uns indessen nur zwei hinreichend sichergestellt zu sein, einesteils das Bestehen von Wachstumsdifferenzen[1] der ober- und unterhalb des Hodens gelegenen Körperabschnitte, durch welche derselbe dem Leistenringe genähert wird, andernteils Schrumpfungsvorgänge[2], welche in der bindegewebigen Füllmasse des Skrotum sowie in derjenigen des sogenannten Leitbandes des Hodens, des *gubernaculum Hunteri*, eines besonderen während dieser Entwickelungsperiode zwischen Hoden und Skrotalgewebe ausgespannten strangähnlichen Organs, ablaufen. Das der Schrumpfung verfallende Bindegewebe desselben, welches mit dem skrotalen nur durch das Bindegewebe des äufseren Leistenrings zusammenhängt, bildet den axialen Kern des Strangs, der Mantel enthält nach den sorgfältigen Untersuchungen BRAMANNS unter einer oberflächlichen Bindegewebeschicht Züge quergestreifter Muskelfasern, Fortsetzungen der *musculi obliqui interni* und *transversi* der Bauchwand. Während des Descensus erleidet das Gubernakulum durch die erwähnten auf seinen axialen Kern vom Skrotum aus fortgepflanzten Schrumpfungsvorgänge eine Umstülpung und gibt hierbei die seinen Mantel zusammensetzenden Gewebe nach und nach an den Bauchfellfortsatz (*processus vaginalis*) ab, welcher aus dem Leistenring hervorgewachsen mit seiner hinteren Wand Hoden und Samenstrang umschliefst. Die Muskelfasern des fötalen Gubernakulum sind demnach als die Vorläufer des den Samenstrang einhüllenden quergestreiften Cremasters zu betrachten. Aus

---

[1] KOELLIKER, *Entwicklungsgesch. d. Menschen.* u. s. w. p. 992. — CLELAND, Referat in SCHMIDTS *Jahrbb.* 1858. Bd. XCVII. p. 131.

[2] BRAMANN, *Arch. f. Anat. u. Entwicklungsgesch.* 1884. p. 310. Ebenda findet sich eine gute Litteraturübersicht. p. 337.

der beschriebenen Umgestaltung der einfachen Uranlage zu männlichen und weiblichen äußeren Genitalien geht deutlich hervor, daß die weiblichen gewissermaßen eine in allen Teilen zurückgebliebene niedere Entwickelungsstufe der männlichen darstellen, die Klitoris eine verkümmerte Rute, die großen Schamlippen ein verkümmertes Skrotum, die kleinen Schamlippen die nicht zur Schließung gelangten Ränder der männlichen Harnröhre sind. Es ereignet sich nun nicht selten, daß auch bei männlichen Embryonen, d. h. also bei solchen, deren innere Keimdrüsenanlage sich zum Hoden entwickelt hat, einzelne oder alle Glieder der äußeren Genitalanlagen in ihrer Ausbildung zurückbleiben, der Penis nicht auswächst, seine Rinne sich nicht schließt (Hypospadia), die Wülste der Geschlechtsfalten nicht in der Mitte zusammenwachsen, und die Hoden nicht in sie herabsteigen, kurz, daß die äußeren Genitalanlagen mehr oder weniger vollständig die niedrigere weibliche Form beibehalten. Individuen mit derartigen Hemmungsbildungen werden häufig für weibliche angesehen, bis eine genauere Untersuchung, veranlaßt durch den Mangel der Menses oder durch den übrigen männlichen Habitus des Körpers, männliche Stimme u. s. w., zur Erkenntnis des männlichen Geschlechts führt, wobei sich dann der Mangel der Scheide, zuweilen auch die Gegenwart von Hoden in den vermeintlichen Schamlippen herausstellt. Oft ist nur durch die Sektion ein entscheidender Beweis zu erlangen, und zwar durch genaue Untersuchung der Keimdrüsen und ihres Sekrets. Es kommt aber auch vor, daß bei Gegenwart männlicher Keimdrüsen die MUELLERschen Gänge, statt zu obliterieren, ganz in weiblicher Weise fortwachsen, ihr unteres verschmolzenes Ende zu einem vollständig weiblich geformten Uterus und Scheide sich ausbildet, also durch abnorme Weiterentwickelung weiblichen Habitus annimmt, während die äußeren Teile durch Zurückbleiben die weibliche Form simulieren. Auf der andren Seite kommt bei Entwickelung der Keimdrüsenanlagen zu Ovarien eine abnorme Weiterentwickelung der äußeren Genitalien, penisartige Länge der Klitoris, geschlossene Rinne an ihrer Unterseite, Verwachsung der großen Schamlippen, selbst Herabsteigen der Ovarien in dieselben, kurz vollständig männlicher Habitus einzelner oder aller äußerer Teile vor. Alle solchen Mißbildungen der inneren und äußeren Genitalien, welche so einfach sich teils als Hemmungs- teils als Wucherbildungen erklären, sind in früherer Zeit als Zwitterbildungen mit Unrecht gedeutet worden. Wahrer Hermaphroditismus, d. h. gleichzeitige Anwesenheit männlicher und weiblicher Keimdrüsen, welche allein das Geschlecht charakterisieren, ist bei Säugetieren noch niemals nachgewiesen worden. Beim Menschen ist bisher nur ein einziger Fall von echtem Hermaphroditismus, wie es scheint, beschrieben worden. Es ist dies der von WALDEYER[1] citierte Fall der KATHARINA HOFMANN, bei welcher Menstruation und Spermabildung nebeneinander bestand.

Was für Momente sind es, welche die geschlechtliche Differenzierung jener indifferenten Uranlage der eigentlichen Geschlechtsorgane und infolge davon die Ausbildung aller übrigen Geschlechtseigentümlichkeiten bedingen? Sind es äußere zufällige Momente, welche erst während der Entwickelung an den Embryo herantreten, oder sind es innere Momente, welche im Ei präexistieren, anfangs latent verbleiben und erst später ihre Wirksamkeit beginnen? Ist also das Geschlecht, trotz der anscheinend indifferenten Anlage, doch prädestiniert, und wodurch? Sind es die Eier, die schon bei ihrer Anlage oder bei ihrer Reifung irgend welche Bedingungen des späteren Geschlechts erhalten? Oder geschieht die Geschlechtsbestimmung

[1] WALDEYER, *Eierstock u. Ei* u. s. w. p. 157.

bei der Befruchtung und in welcher Weise? Alle diese Fragen sind zur Zeit noch unentschieden, obschon wiederholt zu beantworten versucht. Unter den aufgestellten Vermutungen, welche sich übrigens sämtlich nur über die Natur der wirksamen Momente verbreiten, nicht jedoch das Wesen der von den letzteren ausgehenden Wirkung berühren, ist keine auf unzweideutige Weise gestützt, die von BORN aus den Ergebnissen künstlicher mit Fröschen (*Rana fusca*) unternommenen Befruchtungsversuche geschöpfte Erfahrung, daſs die Konzentration des auf die Eier einwirkenden Samens einen geschlechtsbestimmenden Einfluſs ausübe, und zwar die höhere Konzentration die Ausbildung des männlichen Geschlechts begünstige, durch PFLUEGERS und seiner Schüler gegenteilige Ermittelungen im ganzen Umfange widerlegt.[1] Die meisten dieser Hypothesen statuieren die Prädestination des Geschlechts wenigstens vom Moment der Befruchtung an. Fabeln der älteren Zeit, wie die, daſs der rechte Eierstock und der rechte Hode Ei und Samen für das eine, die linken Organe für das andre Geschlecht bereiteten, können wir füglich übergehen. In neuerer Zeit haben sich folgende Anschauungen Beachtung errungen. PLOSS hat aus einem mit groſser Sorgfalt gesammelten statistischen Material über das Verhältnis der Geschlechter der Neugeborenen in verschiedenen Ländern zu verschiedenen Zeiten entnommen, daſs ein Überwiegen der Mädchen stets mit günstigen Nahrungsverhältnissen, fruchtbaren Jahren, billigen Fleischpreisen u. s. w. zusammenfällt, während in ungünstigen Jahren ein Knabenüberschuſs sich zeigt; er glaubt daher, daſs eine bessere Ernährung des Eies während seiner Entwickelung zur Bildung weiblicher, eine dürftigere Ernährung zur Bildung männlicher Nachkommen führe. Dieser Ansicht sind gegenteilige statistische Erfahrungen und insbesondere die Thatsache gegenüber gestellt worden, daſs im allgemeinen in allen Ländern und zu allen Zeiten das Verhältnis beider Geschlechter auſserordentlich geringe Schwankungen zeigt, ein geringer Überschuſs des männlichen Geschlechts sich ziemlich konstant erhält, eine Thatsache, welche überhaupt gegen die Abhängigkeit von zufälligen äuſseren Momenten, für das Walten bestimmter geschlechtbedingender Gesetze spricht. Vielfach ist ebenfalls auf statistischem Wege der Nachweis versucht worden, daſs von dem relativen Alter der Eltern das Geschlecht der Kinder abhänge (HOFACKER, SADLER), daſs im allgemeinen in solchen Ehen,

---

[1] Vgl. hierüber PLOSS, *Über die d. Geschlechtsverhältn. d. Kinder bedingenden Ursachen.* Berlin 1859, ferner in *Monatsschr. f. Geburtsk.* 1861. Bd. XVIII. p. 237. — PREUSSNER, *Über d. geschlechtsbest. Ursachen.* Dissert. Göttingen 1860. — NASSE, *Arch. f. wiss. Heilk.* 1858. Bd. IV. p. 166, 1860. Bd. V. p. 163. — WAPPAEUS, *Allgemeine Bevölkerungsstatistik.* Leipzig 1861. Bd. II. p. 160. — BRESLAU, OESTERLENS *Ztschr. f. Hygieine u. med. Statistik.* 1861. Bd. I.; *Monatsschr. f. Geburtskunde.* 1861. Bd. XVIII. p. 470, 1863. Bd. XXI. Suppl.-Hft. p. 67, u. Bd. XXII. p. 145. — THURY, *Mém. sur la loi de product. des sexes.* Genève. 1863; übers. v. AL. PAGENSTECHER. Leipzig 1863; *Arch. des sc. ph. Genève.* 1865. T. XXIV. p. 162. — PAGENSTECHER, *Ztschr. f. wiss. Zool.* 1863. Bd. XIII. p. 541; *Verhdl. d. naturhist.-med. Ver. zu Heidelberg.* 1864. Bd. III. — COSTE, *Cpt. rend.* 1864. T. LVIII. p. 739, 1865. T. LX. p. 941. — BORN, *Breslauer ärztl. Ztschr.* 1881. No. 3. ff. — v. GRIESHEIM, KOCHS u. PFLUEGER, PFLUEGERS *Arch.* 1881. Bd. XXVI. p. 237. — PFLUEGER, ebenda. p. 243, 1882. Bd. XXIX. p. 1.

der Mann jünger als die Frau ist, mehr Mädchen, und umge-
rt, wo der Mann älter, mehr Knaben gezeugt werden, und dafs
nso bei Tieren (Schafen) das Geschlecht der Nachkommen
sentlich durch das Alter des Männchens bei der Paarung bestimmt
rde. Allein auch die Giltigkeit dieses Gesetzes ist auf Grund
gegenstehender statistischer Thatsachen angefochten worden, so
BRESLAU. Grofses Aufsehen hat eine von THURY aufgestellte
eorie erregt, welcher zufolge das Geschlecht der Nachkommen
dem Grade der Reife, welchen das Ei im Moment der Be-
htung erlangt hat, abhängt, und zwar in der Weise, dafs sich
den reiferen Eiern die Männchen, aus den unreiferen die
ibchen entwickeln. Wo im Verlauf einer Brunst nur ein
ziges Ei in den Eileiter gelange, schreite es auf dem Wege
ch denselben in der Reifung vor; erfolge die Befruchtung zu
fang der Brunst, treffe also der Same das Ei am Anfang des Ei-
ers, so entstehe ein Weibchen, bei Befruchtung am Ende der
nst, also in den unteren Teilen des Eileiters, ein Männchen. Wo
Verlauf einer Brunst nacheinander mehrere Eichen gelöst würden,
n meist die ersten unreifer, geben daher Weibchen, die späteren
eren dagegen Männchen, wenn nicht besondere innere oder äufsere
stände die volle Reifung der zuletzt abgestofsenen Eichen verhindern,
afs diese abermals weibliche Individuen liefern. THURY gründet seine
eorie auf einige durchaus nicht unzweideutige Beobachtungen an
nzen, welche beweisen sollen, dafs alle Umstände, welche das Wachs-
und die Reifung der Organe begünstigen, eine überwiegende Ent-
kelung männlicher Geschlechtsorgane, ja völliges Fehlschlagen der
blichen bedingen, während die entgegengesetzten Momente (Dunkel-
t, Kälte) die Entwickelung weiblicher Organe befördern. Einen
ekten Beweis dieser Theorie hat CORNAZ durch Versuche an Kühen
führen gesucht und auch wirklich derselben ganz entsprechend
29 Fällen konstant weibliche oder männliche Kälber erzielte,
nachdem er die Kühe zu Anfang oder zu Ende der Brunst be-
ingen liefs. So bestechend diese Resultate erscheinen, so können
doch schon ihrer zu geringen Zahl wegen nicht als unwiderleg-
e Beweise für THURYS Theorie gelten und stehen namentlich
h mit gewissen von COSTE an Kaninchen und Hühnern ge-
melten Erfahrungen, nach welchen die während einer Brunst-
iode nacheinander gelösten Eier keinesfalls die nach THURY zu
artende Reihenfolge der Geschlechter liefern, sondern vielmehr
miscue männliche und weibliche Individuen in scheinbar regel-
em Wechsel produzieren, in Widerspruch. Bevor aber die Grund-
der THURYschen Lehre, die Abhängigkeit des Geschlechts
Reifegrad der Eier, nicht unzweifelhaft dargethan ist, scheint
müfsig, die nähere Ergründung des Moments, auf welchem
se Abhängigkeit beruht, zu versuchen. Zuzugeben ist freilich das
tum, dafs bei gewissen Tieren, bei denen sich Parthenogenesis

findet, aus den befruchteten Eiern sehr häufig nur Individuen des einen, aus den unbefruchteten dagegen nur Individuen des andren Geschlechts hervorgehen, und folglich auch, daſs eine Beziehung zwischen Befruchtung und geschlechtlicher Differenzierung existiert. Allein eine nähere Deutung dieser Beziehung des Samens wird dadurch vorläufig vereitelt, daſs sich aus den unbefruchteten Eiern bei der einen Tiergattung Männchen, bei der andren Weibchen entwickeln, wie wir später noch erörtern werden.

Je höher und komplizierter die Organisation eines Tiers ist, desto zahlreicher und ausgeprägter finden wir im allgemeinen die Geschlechtsverschiedenheiten, welche die Gegenwart männlicher oder weiblicher Keimdrüsen im individuellen Organismus mit sich bringt. Eine nähere Betrachtung dieser Verschiedenheiten der Organisation und der damit verknüpften oder richtiger sie bedingenden verschiedenen Thätigkeiten im Dienste der Zeugung führt uns zu einer richtigen Auffassung des Dualismus der Geschlechter einerseits, d. h. der Verteilung beider Zeugungsstoffe und der Zeugungsgeschäfte auf je zwei Individuen, lehrt uns aber auch anderseits die bei einer groſsen Anzahl von Tiergattungen konstatierte Vereinigung beider Geschlechtsstoffe und der von ihnen bedingten Thätigkeiten in einem Individuum, den sogenannten Hermaphroditismus, verstehen. Bei Betrachtung der Fruchtbarkeitsverhältnisse haben wir die Produktion der Geschlechtsstoffe als eine Ausgabe des tierischen Haushalts kennen gelernt, deren Bestreitung die Erübrigung eines Überschusses von zum Teil enormer Gröſse über den Bedarf des individuellen Betriebs erfordert. Wenn auch die dort angestellten Rechnungen speziell nur auf die bei weitem beträchtlichere Ausgabe der weiblichen Geschlechtsstoffe bezogen waren, so bedarf es doch keiner näheren Begründung, daſs die Produktion des Samens ganz von demselben Gesichtspunkt aus zu beurteilen ist. Ist auch an sich die Samenbereitung eine relativ kleine Ausgabe, so kommt sie doch wohl in Betracht, wenn sie sich zu der gröſseren Ausgabe der Eimaterialien addiert. Die Überweisung beider Ausgaben an einen einzigen Haushalt erscheint daher schon als eine Last, welche nur da erträglich ist, wo sie entweder infolge geringer Fruchtbarkeit oder geringer embryonaler Bedürfnisse relativ niedrig ist, oder wo der individuelle Haushalt bei günstiger Gestaltung der Einnahmen verhältnismäſsig geringen Aufwand für sich selbst in Anspruch nimmt. Wo dies dagegen nicht der Fall ist, wo die oben namhaft gemachten Umstände eine groſse Fruchtbarkeit erfordern, und anderseits die Kompliziertheit und Kostspieligkeit der einzelnen Zweige des individuellen Lebens die Ersparnis von Überschüssen mehr oder weniger erschwert, da würde die Bestreitung beider Ausgaben unerschwingbar geworden sein. Das natürliche Mittel zur Vermeidung dieser Überlastung war in einer Verteilung beider Ausgaben auf je zwei Individuen geboten, ein Mittel, dessen

Anwendung ohne jede Beeinträchtigung der Fortpflanzungsinteressen möglich war, sobald trotz dieser Verteilung ein regelmäßsiges rechtzeitiges Zusammentreffen beider Bedingungsglieder durch irgend welche Vorkehrungen gesichert wurde. Es läßst sich aber der Dualismus der Geschlechter, der einstmals von einer verirrten Naturphilosophie aus ganz andern Gründen als eine absolute Notwendigkeit dargestellt wurde, auf dem eben von uns betretenen Wege noch weiter rechtfertigen. Mit der Produktion von Ei und Samen sind die Zeugungsthätigkeiten noch keineswegs erschöpft; bei der großsen Mehrzahl der Tiere, und zwar besonders bei den höchstorganisierten, reihen sich an die Bereitung der Geschlechtsstoffe noch eine Menge andrer, zum teil kostspieliger Arbeiten des elterlichen Organismus, welche für die normale Entwickelung der befruchteten Eier und das weitere Fortkommen der neugeborenen Jungen unerläßsliche Bedingungen herbeiführen. Wir können hierher z. B. die Milchsekretion der Säugetiere zählen, wenn wir diese nicht richtiger direkt mit auf das Konto der Keimstoffe schreiben; es gehören aber sicher hierher alle die mannigfachen Thätigkeiten der Brutpflege, die Herbeischaffung von Subsistenzmitteln für die Brut, die Verteidigung derselben gegen Feinde u. s. w., Thätigkeiten, welche mit einem Aufwand von Bewegungs kraft und daher Bewegungs material notwendig verknüpft sind, demnach ebenso, wie Samen- und Eisekretion, (indirekte) Ausgaben des elterlichen Haushalts erheischen. War also für den einzelnen Organismus, außser bei ungewöhnlich günstiger Bilanz zwischen Einnahmen und Ausgaben, schon die einfache Abgabe beider Zeugungsstoffe zu groß, so wächst dessen Insolvenz notwendig mit der Zahl und dem Umfang jener Nebenthätigkeiten, welche die Zeugung ihm abverlangt, und welche, wenn sie auch in zweiter Reihe stehen, doch nicht weniger unentbehrlich sind, als die in erster Reihe stehende Lieferung der Zeugungsmaterialien. Von diesem besonders durch Leuckart zur Geltung gebrachten Gesichtspunkt stellt sich der Dualismus der Geschlechter, die Verteilung der Zeugungsthätigkeiten auf je zwei Individuen als eine Arbeitsteilung im Haushalt der Gattung dar, als ein vollständiges Analogon der mannigfachen Arbeitsteilungen im individuellen Haushalt, z. B. der Verteilung der Sekretion der Darmsekrete auf verschiedene Organe u. s. w. Wenn eine solche Arbeitsteilung durch die Unthunlichkeit der Überlastung eines Individuums mit allen Zeugungsthätigkeiten und Zeugungsausgaben geboten war, so gab es auch keinen Umstand, welcher dieselbe als den Interessen des Individuums oder der Gattung zuwiderlaufend verboten hätte. Kurz, es gibt keine befriedigendere Auffassung des Dualismus, als die oben ausgesprochene, nur bringen wir auch hier wieder in Erinnerung, daßs die offenbare Zweckmäßsigkeit desselben im Sinne Darwins als die notwendige Folge des Gesetzes der natürlichen Zuchtwahl aufzufassen, nicht aber teleologisch als die Wirkung

einer aufserhalb der Naturgesetze liegenden und darum aufser aller Erfahrung stehenden Zweckidee anzusehen ist. Früher meinte man wohl, dafs in den Geschlechtsstoffen selbst und den mit ihnen zusammenhängenden verschiedenen Thätigkeitsäufserungen irgend etwas läge, was ihre Vereinigung innerhalb eines Organismus physisch ebenso unmöglich machte, wie das Nebeneinanderbestehen freier Säure und freien Alkalis in einer Flüssigkeit. Man betrachtete männliche und weibliche Individuen als entgegengesetzt polarisiert durch die polaren Gegensätze der Geschlechter u. s. w. Es beruhten alle diese Vorstellungen auf aprioristischen subjektiven Anschauungen, keineswegs auf physiologischen Thatsachen. Ein irgend beachtenswerter Beweis für die physiologische Unmöglichkeit des Nebeneinanderbestehens beider Geschlechter in einem Haushalt ist nie geführt worden und hat nie geführt werden können; längst ist aber der Gegenbeweis erbracht durch die unbestreitbare Beobachtung der faktischen Existenz des Hermaphroditismus bei zahllosen Gattungen wirbelloser Tiere, Thatsachen, welche ebenso wie die Zwitterbildungen im Pflanzenreiche auf keine Weise im Sinne jener Gegensatztheorie erklärt werden können. Dafs das faktische Vorkommen des Hermaphroditismus keinen Einwand gegen die Auffassung des Dualismus als notwendige Arbeitsteilung begründet, liegt auf der Hand. Wir sind ja weit entfernt davon, die Notwendigkeit der Teilung als ein Postulat für alle tierischen Organismen hinzustellen, haben vielmehr von vornherein diese Notwendigkeit nur da vorausgesetzt, wo infolge ungünstiger Gestaltung der Einnahme und Ausgabe oder zu beträchtlichen Kostenaufwands des individuellen Haushalts oder zu grofser Höhe der beanspruchten geschlechtlichen Ausgaben der einzelne Organismus insolvent für die ungeteilte Last erscheinen müfste. Aber es widerspricht der Hermaphroditismus auch nicht dem notwendigen Abhängigkeitsverhältnis, in welchem Bau und Funktionen der lebenden Wesen zur Erhaltung derselben stehen, und welches von DARWIN so häufig zum Nachweise eines Naturzwecks verwertet worden ist. Im Gegenteil lassen sich wohl Verhältnisse denken, in welchen die Produktion beider Geschlechtsstoffe durch ein und dasselbe Individuum von wesentlichem Nutzen für die Vervielfältigung des letzteren werden kann, und läfst sich also auch die Entstehung hermaphroditischer Geschöpfe aus dem allgemeinen Entwickelungsgesetze ableiten, welchem alle Organismen unterworfen zu sein scheinen. So kann unter andrem die Sefshaftigkeit der geschlechtsreifen Individuen ein zwingendes Moment dafür abgegeben haben, männliche und weibliche Befruchtungselemente möglichst nahe beisammen in dem Körper eines Individuums zur Ausbildung zu bringen. Unter diesen Gesichtspunkt würden z. B. vielleicht die meisten Pflanzen fallen, deren unbeweglich befestigte Blüten gleichzeitig Samen, d. i. Pollen, und Eizellen hervorbringen, ferner alle jene Tierarten, welche einsiedlerisch

n fremden Organismen schmarotzen, bei denen folglich niemals ein Verkehr männlicher und weiblicher Individuen zum Behuf der Zusammenführung von Samen und Ei stattfinden könnte, endlich auch olche Tierarten, welche, wie die Ascidien, der Lokomotion entehren und in Verhältnissen leben, untern dene ein Zusammentreffen ler von getrennten Individuen entleerten Geschlechtsstoffe in der Außenwelt nicht gesichert oder geradezu unmöglich war. Mit wie großer Vorsicht indessen Deduktionen von der Art der vorstehenden ufzunehmen sind, ergibt sich erstens aus der bekannten Thatsache, laß eine ganze Anzahl von Pflanzenformen existiert, deren Geschlechtsstoffe in getrennten Blüten erzeugt werden, wo dann das Befruchtungsgeschäft durch die Luftströmung des Winds oder durch nsekten, welche die verschiedenartigen Blüten ihres Honigsafts vegen aufsuchten, besorgt wird; zweitens daraus, daß man eine anze Zahl hermaphroditischer Tierarten kennt, bei welchen nicht ur der gegenseitige Verkehr der Individuen nicht erschwert ist, ondern sogar regelmäßig trotz des Hermaphroditismus wechselseitige Begattung verschiedener Individuen stattfindet. Ja DARWIN[1] ist ogar der Ansicht, daß bei allen hermaphroditischen Tieren und Pflanzen wenigstens ausnahmsweise von Zeit zu Zeit eine Kreuzung, Paarung zwischen verschiedenen Individuen, stattfinden müsse, wenn ie Spezies nicht dem allmählichen Untergang verfallen solle, und tellt als allgemeines Naturgesetz auf, daß „kein organisches Wesen ich selbst für eine Ewigkeit von Generationen befruchten könne.“ Er führt eine Anzahl von Thatsachen an, welche das faktische Betehen dieser Kreuzung beweisen sollen, und macht auf gewisse Verältnisse besonders bei hermaphroditischen Pflanzen aufmerksam, velche er als zur Förderung dieser Kreuzung bestimmt betrachtet. Wie dem nun auch sein möge, beim Menschen und bei allen öher organisierten Wesen treffen wir ausnahmslos Dualismus der Geschlechter, so daß überall je zwei Individuen, deren eines die Eier, das andre den Samen bereitet, jedes außerdem mit einem Anteil der übrigen Zeugungsgeschäfte betraut und dementprechend ausgerüstet ist, eine physiologische Einheit für das Leben er Gattung bilden. Es erwächst uns daher von selbst die Aufabe, die so geschiedenen zwei Klassen von Individuen einer esonderten Untersuchung auf ihre geschlechtlichen Charaktere zu nterwerfen, den Anteil der Zeugungsgeschäfte, welcher den männchen samenbereitenden, und den, welcher den weiblichen eibereitenen Individuen zugefallen ist, festzustellen und in dieser Ordnung ie Natur, Bedingungen und Ergebnisse der einzelnen Zeugungshätigkeiten zu erörtern.

[1] DARWIN, *Über die Entsteh. d. Arten.* Deutsche Ausgabe, besorgt von BRONN. p. 110.

ZWEITES KAPITEL.

VOM WEIBLICHEN GESCHLECHT.

DAS EI.

§ 164.

Morphologie des Eies. So einfach es ist, eine physiologische Begriffsbestimmung des Eies zu geben, und so einleuchtend es erscheint, denjenigen Teil des mütterlichen Organismus darunter zu verstehen, dessen Weiterentwickelung zur Bildung eines neuen Individuums führt, so grofse Schwierigkeiten haben sich den Mikroskopikern entgegengestellt, als sie es unternahmen, auch eine morphologische Definition des Eies zu versuchen. Die Lösung der meisten Zweifel erfolgte erst nach längerem Zwiespalt, als man die frühesten embryologischen Zustände zu Rate zog und die Entstehung des Eies von seinen ersten Anfängen bis zu seiner vollendeten Ausbildung kennen gelernt hatte. Wir halten es für das zweckmäfsigste, mit der Betrachtung gewisser typischer Eiformen der verschiedenen Tierklassen zu beginnen und schliefslich an der Hand der Embryologie das sämtlichen Eitypen zu Grunde liegende einheitliche Prinzip darzulegen.

Das Ei des Menschen und der Säugetiere, von K. E. v. Baer[1] entdeckt, zeigt übereinstimmend folgende Charaktere. Es erscheint als ein sphärisches Bläschen, beim Menschen von 0,17 bis 0,2 mm Durchmesser, beim Hunde und Kaninchen von 0,16 bis 0,17 mm Durchmesser, beim Meerschweinchen von 0,09 bis 0,1 mm Durchmesser.[2] Seine äufsere Wand besteht aus einer anscheinend strukturlosen, glasartigen, dicken Membran, welche sich unter dem Mikroskop als ein breiter, heller, parallelrandiger Saum (*a* Fig. 201), *zona pellucida* (v. Baer), darstellt. Das Bläschen ist erfüllt von einer zähen trüben Flüssigkeit, dem sogenannten Dotter, *b*, welcher bei näherer Untersuchung sich als eine Emulsion zahlloser feiner blässerer und vereinzelter gröberer glänzender Körperchen in einem zähen durchsichtigen Bindemittel ausweist. Solange das Eierstocksei seine vollständige Reife noch nicht erlangt hat, füllt diese Dotterflüssigkeit die Höhle des Bläschens vollkommen aus; im reifen Ei, noch vor seiner Befruchtung[3], findet man jedoch den Dotter nicht mehr der *zona pellucida* anliegend, sondern als eine scharf begrenzte, meist kreisrunde Masse durch einen lichten Zwischenraum (Perivitellinraum) von derselben getrennt. Im Inneren der Dotterkugel, meist exzentrisch gelagert, und zwar um so mehr, je reifer das Ei ist[4], trifft man ein kleines wasserhelles rundes oder elliptisches Bläschen von 40 bis 50 μ Durchmesser, das von Purkinje[5] entdeckte Keimbläschen *c*, *vesicula germinativa*, welches irgendwo in seinem Inneren ein dunkles rundliches Körnchen (in seltenen Fällen mehrere) von 5 bis 7 μ Durchmesser, den Wagnerschen[6] Keimfleck *d*, *macula germinativa*, zeigt. Meistens

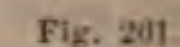


Fig. 201.



---

[1] K. E. v. Baer, *De ovi mammalium et hominis genesi*. Lipsiae 1827.

[2] Vgl. Bischoff, *Entwicklungsgesch. d. Kanincheneies*. Braunschweig 1842; *Entwicklungsgesch. d. Hundeeies*. Braunschweig 1845; *Entwicklungsgesch. d. Meerschweincheneies*. Giefsen 1852; *Entwicklungsgesch. d. Reheies*. Giefsen 1854. — Allen Thompson, Art. *Ovum* in Todds *Cyclop. of Anat. and Physiology*.

[3] Ed. v. Beneden, *Arch. de biologie*. 1880. p. 3.

[4] Ed. v. Beneden, *La maturation de l'oeuf, la fécondation* etc. Bruxelles 1875. p. 7.

[5] Purkinje, *Symbola ad ovi avium historiam ante incubationem*. Lipsiae 1830.

[6] R. Wagner, *Prodromus historiae generationis hominis atque animalium*. Lipsiae 1836.

das Keimbläschen an unversehrten, vollkommen reifen Eierstockseiern nicht
e weiteres sichtbar, indem es durch die einhüllende trübe Dottermasse dem
k entzogen wird, oder schimmert nur undeutlich als heller Fleck durch den
ter hindurch; in solchen Fällen gelingt es entweder durch Kompression des
s dasselbe im Inneren zum Vorschein zu bringen, oder es durch Zersprengen
Zona mit der Dotterflüssigkeit herauszutreiben und somit isoliert zu be-
chten. Diesen leicht zu bestätigenden allgemeinen Attributen des Säuge-
eies reihen wir unmittelbar die bemerkenswertesten feineren Struktureigen-
lichkeiten an, welche von verschiedenen Beobachtern nach und nach auf-
eckt, zu einer schärferen Charakteristik der einzelnen konstituierenden Ei-
e geführt haben. Was zunächst die *zona pellucida* anbelangt, so besteht
elbe im vollständig reifen Ei aus zwei konzentrischen Schichten, einer dünnen
eren und einer erheblich dickeren inneren. Die erstere (*zona granulosa*
rna Ed. v. Benedens) zeigt sich durch kugelige Einlagerungen zart gekörnt[1],
letztere nach Remaks[2] vielfach bestätigtem Befunde ungemein fein radiär
reift. Ähnlich dem Basalsaum der Darmepithelien kann die zweite all-
ein als *zona radiata* bezeichnete Hüllschicht unter Umständen in gesonderte
lchen zerfallen[3] und verdankt ihr streifiges Aussehen daher aller Wahrschein-
keit nach zahlreichen feinen Kanälchen, Porenkanälchen, durch welche
ssigkeiten und geformte Stoffe, eventuell die Samenfäden, von aufsen in den
ter hineindringen könnten. Das Vorhandensein einer gröfseren Öffnung in
zona pellucida, wie sie in der Hülle der Fisch- und Insekteneier wirklich
hgewiesen worden ist, einer sogenannten Mikropyle, ist zwar einstmals hier
da auch dem Säugetierei mehr oder weniger bestimmt zugesprochen worden,
fs indessen den übereinstimmenden negativen Ergebnissen der neueren und
esten Forschung gemäfs mit Entschiedenheit verneint werden.

Schon in älterer Zeit vielfach behauptet ist endlich die Anwesenheit
er zwischen *zona pellucida* und Dotter eingeschalteten Hüllhaut (Dotterhaut,
ubrana vitellina). Von Koelliker[4] angezweifelt, von Ed. v. Beneden[5] wieder-
t im reifen Ei des Kaninchens und in demjenigen von *Ascaris megalocephala*,
em Eingeweidewurm des Pferdes, nach erfolgter Dotterschrumpfung (s. o.
484) gesehen, wurde dieselbe von dem letztgenannten Beobachter schliefslich
eine verdichtete Rindenschicht der den Perivitellinraum einnehmenden pro-
lasmatischen Füllmasse angesprochen und als *membrana perivitellina*
eichnet.

Nicht minder wie der mikroskopische Einblick in die Zusammensetzung
Eihüllen hat sich auch unsre Kenntnis des Dotterbaus verschärft, und zwar
nen wir den wesentlichen Inhalt der hier gewonnenen Erfahrungen dahin
ammenfassen, dafs der Dotter in keinem Falle ein durchweg gleichartiges,
ukturloses Stoffgemenge darstellt, sondern als eine organisierte Bildung
t bestimmtem Gefüge zu betrachten ist. Namentlich sind es zwei That-
hen, welche zu dieser Auffassung nötigen, einerseits das Hervortreten einer
vissen Regel in dem gegenseitigen Lageverhältnis der feinen blassen und der
ben glänzenden Dotterkörnchen, anderseits eine nicht zu verkennende Ge-
zmäfsigkeit in der Verteilung beider Körnchenarten auf verschiedene Dotter-
ichten. In ersterer Beziehung hatte Waldeyer[6] gezeigt, dafs die feinen

---

[1] Waldeyer, *Eierstock u. Ei.* Leipzig 1870. p. 40. — Balfour, *Quarterly Journal of*
roscop. Science 1878. Vol. XVIII.; *Hdb. d. vergl. Embryologie.* 1880/81. Bd. I. p. 23 u. 59. —
v. Beneden, *Arch. de biologie.* 1880. Vol. I. p. 475 (513).

[2] Remak, *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1854. p. 252. — Vgl. ferner Waldeyer, *Eierstock u. Ei*
. w. p. 41. — Pflueger, *Die Eierstöcke d. Säugeth. u. d. Menschen.* Leipzig 1863. — Koelliker,
d. Gewebelehre. 5. Aufl. Leipzig 1867, u. *Entwicklungsgesch.* 2. Aufl. 1876—79. p. 43. —
ydig, *Lehrb. d. Histologie.* Frankfurt a/M. 1857. p. 511.

[3] Waldeyer, a. a. O. p. 62. — Gegenbaur, *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1861. p. 491 (517).

[4] Koelliker, *Entwicklungsgesch.* u. s. w. p. 43.

[5] Ed. v. Beneden, *Recherches sur la composition et la signification de l'oeuf.* Bruxelles 1870.
145; *Arch. de biologie.* 1880. Vol. I. p. 3; *Recherches sur la maturation de l'oeuf, la fécondation*
u division cellulaire. Paris 1883. p. 613.

[6] Waldeyer, *Eierstock u. Ei* u. s. w. p. 41

blassen Körnchen nicht selten in kreisförmiger Anordnung je ein großes glänzendes Dotterkorn als Zentrum umschließen, in letzterer begann die Erweiterung unsers Wissens mit der Entdeckung PFLUEGERS[1], daß der Dotter stets eine Sonderung in zwei Partien wahrnehmen lasse, deren eine, der innere Dotter PFLUEGERS, als heller Hof das Keimbläschen umgibt, während die andre größere Partie, der äußere Dotter PFLUEGERS, den ganzen übrigen Binnenraum der *zona pellucida* ausfüllt. Weiterhin lehrten alsdann aber die sorgfältigen und mit verbesserten Methoden unternommenen Untersuchungen ED. V. BENEDENS[2] eine noch größere Zahl im Aussehen voneinander abweichender Schichtstränge des Dotters kennen, durch welche derselbe in drei durch unmerkbare Zwischenstufen ineinander übergehende konzentrische Lagen geschieden wird, eine schmale, von Dotterkörnchen freie, fein punktiert erscheinende Rindenschicht, welche der *zona pellucida*, beziehungsweise der *membrana perivitellina*, anliegt, eine darunter befindliche intermediäre, reich mit glänzenden Dotterkörnchen versehene Schicht, und endlich eine zentrale, wiederum von Dotterkörnchen freie und wie fein punktiert erscheinende Markschicht. Die helle Dottermasse, in welche das Keimbläschen eingebettet ist, PFLUEGERS innerer Dotter, umfaßt dasselbe nach ED. V. BENEDEN nicht allseitig, sondern bedeckt nur einesteils in Gestalt einer dünnen konkaven Platte die der *zona pellucida* zugewandte Konvexität, andrenteils in Gestalt eines mäßig breiten Rings den äquatorialen Rand des Keimbläschens, die der *zona pellucida* abgewandte Konvexität des letzteren ruht dagegen nackt auf der innersten Dotterschicht, dem zentralen Dottermark. Mit seiner von oben her gleichsam übergestülpten Dotterschale bildet also das Keimbläschen eine schwach gewölbte Konvexlinse, die Keimflecklinse (*lentille cicatriculaire*) ED. V. BENEDENS. Wie wichtig alle diese Einzelheiten für die Deutung der viel erheblicheren Differenzierungen im Dotter der Fisch-, Vogel- und Reptilieneier sind, werden wir später erfahren, wenn es sich darum handeln wird, die verschiedenen Eitypen untereinander zu vergleichen und ihre Homologien festzustellen. Hier möge nur davor gewarnt werden, aus der Möglichkeit eine Gliederung der Dottermasse in besondere Abschnitte nachzuweisen, auf tiefgreifende Beschaffenheitsunterschiede derselben zu schließen. Dazu liegt nicht die geringste Veranlassung vor. Im Gegenteil hat man durchaus festzuhalten, daß die gesamte Dottermasse des Säugetiereies aus einem einheitlichen Protoplasma hergestellt ist, dessen örtlich wechselndes Aussehen einzig und allein auf dem Mangel oder dem Vorhandensein fremdartiger verhältnismäßig gleichgültiger Beimengungen, der verschiedenen Körncheneinlagerungen, beruht. Unter dem Einfluß gewisser erhärtenden Agenzien sieht man dasselbe demgemäß in Form eines alle Schichten derselben durchziehenden Netzwerks hervortreten, in dessen Maschen die Dotterkörnchen eingebettet sind, und dessen Balken, aus einem Flechtwerk feinster speichenartig gegen die *zona pellucida* ausstrahlender Fibrillen zusammengesetzt, eine zarte, ihre größte Dichtigkeit in der Rindenschicht erreichende Radiärstreifung des Dotters bedingen können (ED. V. BENEDEN[3]).

Von den noch übrigen beiden Bestandteilen der Säugetiereier endlich, dem Keimbläschen und dem Keimflecke, ist hinsichtlich des ersteren zu erwähnen, daß es zweifellos ein Bläschen, d. h. ein Hohlgebilde ist, an welchem sich Wandung und Inhalt ohne Schwierigkeit voneinander sondern lassen. Die Wandung erscheint bei starker Vergrößerung doppeltkonturiert, hat also eine gewisse Dicke, der flüssige klare Inhalt schließt außer dem Keimfleck noch eine fein granulierte Materie und nicht selten auch zwei oder drei kleinere

---

[1] PFLUEGER, *Die Eierstöcke d. Säugeth. u. d. Menschen.* Leipzig 1863. p. 79.

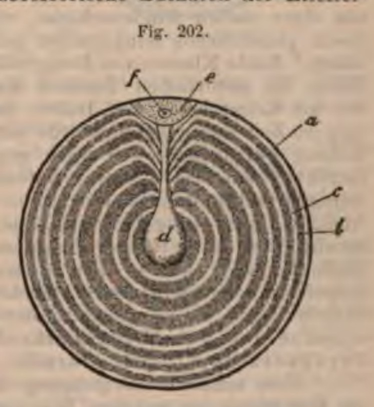
[2] ED. V. BENEDEN, *Arch. de biologie.* 1880. Vol. I. p. 519 u. 552.; *La maturation de l'oeuf, la fécondation* etc. *Communication préliminaire.* Bruxelles 1875. p. 7.

[3] ED. V. BENEDEN, *Recherches sur la maturation de l'oeuf, la fécondation et la division cellulaire.* Paris 1883.

runde Körner[1] (Nebenkernkörper[2]) ein. Von der granulierten Materie, welche Ed. v. Beneden *nucleoplasma* nennt, gibt der nämliche Autor an, daſs sie sich im Keimbläschen des Kaninchens häufig in Form eines feinen Netzwerks ausgespannt findet und dann Bilder gewährt, wie sie schon früher von Flemming für das Keimbläschen gewisser Muschelarten (Unio und Anodonta) beschrieben worden sind. Über die Natur des Keimflecks läſst sich ebenso wenig etwas Gewisses aussagen, als über seine Bedeutung. Ob er ebenfalls als ein Bläschen oder als ein solides Körperchen anzusehen ist, ist zur Zeit nicht zu entscheiden. Schroen, dessen Angabe von Waldeyer bestätigt wurde, fand im Inneren des Keimflecks ein solides Korn vor und betrachtet denselben demgemäſs als ein Bläschen. Nach de La Valette St. George wäre indessen jenes Korn eine Vakuole, und nach Balbianis Untersuchungen bei einigen wirbellosen Tieren ebenso wie das ganze Keimbläschen kontraktil.[3] Es sind weitere Aufklärungen über diese Gebilde abzuwarten.

Wir gehen nunmehr zur Betrachtung des Vogeleies[4] über, jenes aus gelber Dotterkugel, Eiweiſsumhüllung, Schalenhaut und Kalkmantel zusammengesetzten Gebildes, welches aus dem Eileiter der Vögel in die Kloake und von hier durch die Afteröffnung nach auſsen entleert wird. Bekannt ist, daſs die letztgenannten drei Komponenten desselben accessorische Zuthaten der Eileiter sind. Gegenwärtig, wo wir es nur mit dem unmittelbaren Produkt der Eierstöcke zu thun haben, darf daher von ihnen gänzlich abgesehen und nur der Rest, die Dotterkugel, näher ins Auge gefaſst werden. Über die Beschaffenheit derselben belehren uns am besten Durchschnitte des gekochten Dotters, welche durch seinen oberen und unteren Pol hindurchgehen und sofort erkennen lassen, daſs die ihn zusammensetzende Masse nicht homogen ist, sondern aus mehreren durch ihre Färbung sich deutlich abgrenzenden Substanzlagen besteht. Die äuſserste, ihn rings umhüllende Substanzlage ist eine zarte 7 μ dicke Membran, die sogenannte Dotterhaut (*a* Fig. 202), *membrana vitelli*. Einwärts von dieser nach dem Zentrum zu wechseln in mehrfacher Folge hellere, milchig erscheinende Schichten *c* mit gesättigt gelben mehr ölig aussehenden Schichten *b* ab. Das Zentrum selbst wird von einer gröſseren kugeligen Anhäufung *d* der milchigen Substanz (*latebra*) eingenommen, entsendet aber einen dünnen strangförmigen Fortsatz von gleicher Beschaffenheit nach aufwärts zur *membrana vitelli*. An dem peripheren Ende dieses Strangs befindet sich der sogenannte Hahnentritt (Keimscheibe, Keim, *stratum s. discus proligerus, cicatricula, e*), ein weiſslicher Fleck von etwa 2—3 mm im Durchmesser, in welchem das Keimbläschen *f* eingebettet liegt. Untersucht man die eben näher bezeichneten Dotterpartien mikroskopisch, so lassen dieselben, wie zu erwarten stand, sehr erhebliche Strukturdifferenzen erkennen. Der Hahnentritt, welcher das Keimbläschen einschlieſst, hat genau das Aussehen

Fig. 202.



[1] Vgl. Waldeyer, *Eierstock u. Ei* u. s. w. p. 41. — Ed. v. Beneden, *La maturation de l'oeuf, la fécondation* etc. Bruxelles 1875. p. 7.

[2] Flemming, *Wiener Stzber.* Math.-nathw. Cl. III. Abth. 1875. Bd. LXXI. p. 81 (100).

[3] Schroen, Moleschotts *Unters. z. Naturl.* 1865. Bd. IX. p. 209; *Ztschr. f. wiss. Zool.* 1863. Bd. XII. p. 409. — de La Valette St. George, *Arch. f. mikroskop. Anat.* 1866. Bd. II. p. 56. — Balbiani, *Cpt. rend.* 1864. T. LVIII. p. 584 u. 621, 1865. T. LXI. p. 1173; *Gaz. méd. de Paris.* 1865. p. 438.

[4] Vgl. H. Meckel v. Hemsbach, *Ztschr. f. wiss. Zool.* 1851. Bd. III. p. 420. — Hoyer, *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1857. p. 52. — Klebs, *Arch. f. pathol. Anat.* 1861. Bd. XXI. p. 362, 1863. Bd. XXVIII. p. 301. — Gegenbaur, *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1861. p. 491. — Koelliker, *Entwicklungsgesch.* 2. Aufl. 1876—79. p. 44.

der fein punktierten Masse, welche den sogenannten inneren Dotter des Säugetiereies zusammensetzt, der ganze übrige Dotter besteht dagegen aus zahllosen in einer zähflüssigen Masse suspendierten Bläschen, welchen man wiederholt die Bedeutung von Zellen beigelegt hat[1], ohne jedoch einen genügenden Beweis für diese Behauptung zu erbringen. Man unterscheidet je nach der Schicht, welcher sie angehören, zwei große Gruppen von Dotterbläschen, diejenigen des weißen Dotters, welcher die hellen Schichtlagen *c* der Dotterkugel erfüllt, und diejenigen des gelben Dotters, welcher die gefärbten Schichten *b* der Dotterkugel einnimmt. Die größeren Dotterbläschen der ersteren Art besitzen nach KOELLIKER eine deutlich erkennbare Membran und sind mit einer klaren Flüssigkeit angefüllt, in welcher gewöhnlich nur ein einziger, einem Fetttropfen ähnlicher, keineswegs als Zellkern anzusprechender kugeliger Körper suspendiert ist, die kleineren erscheinen in Form dunkelrandiger Körnchen vom Ansehen feiner und feinster Fetttröpfchen. Außerdem finden sich aber auch noch weiße Dotterbläschen vor, welche mehrfache größere und kleinere Kugeln enthalten, und endlich solche, welche ganz und gar damit ausgestopft sind. Da diese letzteren Formen namentlich in den Grenzlagen zwischen weißem und gelbem Dotter angetroffen werden, so liegt die Vermutung nahe, daß wir dieselben als Übergangsformen zu den gelben Dotterbläschen, welche ihrerseits aus einer zarten Rindenschicht, vielleicht sogar einer dünnen Membran, und einem gleichförmig feinkörnigen gelben Inhalt zusammengesetzt sind, anzusehen haben.[2] Beide Klassen von Dotterbläschen, die gelben sowohl als auch die weißen, haben im natürlichen Zustand Kugelform.[3] Die ungleichartige Erscheinung der als Keimscheibe und Dotter bezeichneten Abteilungen des Vogeleies hatte längere Zeit dahin geführt, jede derselben als eine für sich bestehende Sonderbildung aufzufassen, und noch gegenwärtig trifft die Meinung, daß beide im Gegenteil auf das innigste untereinander zusammengehören, auf mehr oder weniger bestimmten Widerspruch. Nichtsdestoweniger zögern wir nicht unsre Ansicht dahin abzugeben, daß die Summe der vorliegenden Erfahrungen unabweislich auf eine innere Zusammengehörigkeit von Dotter und Keimscheibe hindeutet und zwar in dem Sinne, daß beide aus dem nämlichen Grundstoffe aufgebaut ihr verschiedenes Aussehen lediglich dem Fehlen oder Vorhandensein anderweitiger Einlagerungen, der Dotterbläschen, verdanken. Die Keimscheibe ist von Dotterbläschen freies, der Dotter von solchen durchsetztes Eiprotoplasma.

Ihre schärfste Ausprägung findet diese Auffassung der Vogeleier durch die Ergebnisse, zu welchen WALDEYER[4] auf Grund seiner Untersuchungen hinsichtlich des mikroskopischen Verhaltens der das Keimbläschen einschließenden Keimscheibe gelangte, und welche er durch eine der beigefügten Abbildung (Fig. 203) ähnliche schematische Skizze erläuterte. Aus denselben geht hervor, daß das Protoplasma (*s*) der Keimscheibe keineswegs nur ein engbegrenztes Segment der Dotterkugel ausfüllt, sondern überraschend große Gebiete dieser teils oberflächlich überzieht, teils innerlich durchdringt. Denn einerseits setzen sich nach WALDEYER die keilförmig zugespitzten Ränder der Keimscheibe ununterbrochen in schalenförmiger Ausbreitung auf den übrigen Dotter fort und versehen den letzteren unterhalb der Dottermembran (*p*) ganz oder größtenteils mit einer dünnen protoplasmatischen Rinde (*r*), anderseits treten sowohl von der Sohlenfläche der Keimscheibe als auch von den derselben benachbarten Bezirken des Rindenprotoplasmas zahlreiche fein verästelte Protoplasmastrahlen, die Keimfortsätze WALDEYERS (*k*), aus, welche tief in das Dotterinnere hinabreichen und netzförmig untereinander verflochten mit ihren Maschen die Dotterbläschen umspinnen.

---

[1] MECKEL v. HEMSBACH, *Ztschr. f. wiss. Zool.* 1851. Bd. III. p. 420. — KLEBS, *Arch. f. pathol. Anat.* 1863. Bd. XXVIII. p. 301. — HIS, *Unters. üb. d. erste Anlage d. Wirbelthierleibes* I. *Die Entwicklung d. Hühnchens im Ei.* Leipzig 1868. — Vgl. dagegen WALDEYER, *Eierstock u. Ei* etc. p. 66. — *Arch. f. mikrosk. Anat.* 1883. Bd. XXII. p. 1 (30). — GEGENBAUR, *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1861. p. 491. — KOELLIKER, *Entwicklungsgeschichte.* 2. Aufl. p. 50.

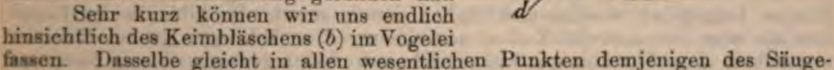
[2] Vgl. WALDEYER, *Eierstock u. Ei* etc. p. 60, u. KOELLIKER, *Entwicklungsgesch.* p. 46.

[3] KOELLIKER, *Entwicklungsgeschichte.* 2. Aufl. 1876—79. p. 49.

[4] WALDEYER, *Arch. f. mikrosk. Anat.* 1883. Bd. XXII. p. 1.

Den Beobachtungen Waldeyers ist zwar von einigen Seiten[1], namentlich in bezug auf das Vorhandensein der von ihm beschriebenen Keimfortsätze, widersprochen worden. Allein ganz abgesehen von der Unterstützung, welche seinen Angaben in dem verwandten Bau des Säugetiereies erwächst, wo Ed. v. Benedens intermediäre Dotterlage (s. o.) mit ihrem Protoplasmanetz die Stelle des mit Dotterbläschen erfüllten Dotterabschnitts im Vogelei zu vertreten scheint[2], ist auch die sicher nachgewiesene direkte Beteiligung der unterhalb der Keimscheibe befindlichen Dotterbezirke an den Entwickelungsvorgängen des befruchteten Vogeleies nur aus einem Protoplasmagehalt jener Bezirke erklärlich. In keinem Fall kann natürlich von einer membranösen Hülle um die Cicatricula die Rede sein, wie sie von Meckel behauptet worden ist, aber seit den unter Koellikers Leitung angestellten Untersuchungen von J. Samter[3] niemals mehr Anerkennung gefunden hat.

Fig. 203.



Sehr kurz können wir uns endlich hinsichtlich des Keimbläschens (*b*) im Vogelei fassen. Dasselbe gleicht in allen wesentlichen Punkten demjenigen des Säugetiereies und liegt im vollständig gereiften Ei exzentrisch innerhalb des Keimscheibenprotoplasmas dicht unterhalb der *membrana vitelli*.

Im grofsen und ganzen finden sich also, wie ein vergleichender Rückblick lehrt, im Eierstocksei der Vögel dieselben differenten Elemente, wie in demjenigen der Säugetiere. Ebenso wie wir bei diesen im wesentlichen nur zwischen drei konstituierenden Faktoren, der Dottermembran, dem Keimbläschen und dem Dotter zu unterscheiden hatten, ebenso hatten wir auch bei jenen die gleiche Differenzierung zu konstatieren. Diese grofse äufsere Übereinstimmung in dem Bau beider Eitypen gestattet kaum einen Zweifel an der Homologie der einzelnen Konstituenten derselben und würde wohl für sich betrachtet ausgereicht haben, die Annahme einer solchen Homologie fest zu begründen, wenn sich nicht herausgestellt hätte, dafs die Dottermassen des Säugetier- und des Vogeleies im Laufe der weiteren Entwickelung zum Embryo ein höchst ungleichartiges Verhalten zeigten. Sehr bald nämlich hatte man gefunden, dafs der unter dem Namen der Furchung bekannte Zerklüftungsprozefs des Dotters, welcher die Bildung des Embryo einleitet, im Vogelei aufser der Keimscheibe nur einen verhältnismäfsig kleinen Teil der übrigen Dotterkugel ergreift, im Säugetierei dagegen von vorn herein den gesamten Inhalt desselben in Beschlag nimmt. Diese Erfahrung erhielt ihren allgemeinen Ausdruck in dem Satze, dafs man dem Säugetierdotter eine totale, dem Vogeldotter eine partielle Furchung zuschrieb, in letzterem ferner den sich furchenden Teil als Bildungsdotter von dem an der Furchung nicht partizipierenden als Nahrungsdotter unterschied (Reichert)[4] und endlich zu der Aufstellung zwei getrennter Eitypen gelangte, den holoblastischen Eiern, deren gesamter Inhalt die Bedeutung eines Keims hätte, und den meroblastischen, deren Inhalt nur teilweise als Keim anzusehen wäre (Remak).[5] Hiermit war denn zugleich die Diskussion eröffnet, in wie weit der Dotter und in wie weit die

---

[1] Gasser, *Stzber. d. Marburger naturforsch. Ges.* Nov. 1883. No. 3. — Sarasin, *Arb. aus dem zoolog.-zootom. Instit zu Würzburg* 1883. Bd. VI. — Beide Abhdl. cit. nach Kollmann, *Arch. f. Anat. u. Entwicklungsgesch.* 1884. p. 341 (374).

[2] Ed. v. Beneden, *Arch. de biologie.* 1880. Vol. I. p. 521.

[3] J. Samter, *Nonnulla de evolutione ovi avium donec in oviductum ingrediatur.* Dissert. Halis 1853.

[4] Reichert, *Beitr. zum heutigen Zust. d. Entwicklungsgesch.* Berlin 1843. p. 17; *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1856. p. 83 (104).

[5] Remak, *Unters. üb. d. Entwickl. d. Wirbelthiere.* Berlin 1855.

übrigen Bestandteile der verschiedenen Eiarten einander gleichwertig zu erachten wären, eine Frage, deren Lösung erst an der Hand der Entwickelungsgeschichte des Eies im Eierstock, der Oogenese, geliefert werden konnte, worauf wir sehr bald näher einzugehen haben werden. Gegenwärtig empfiehlt es sich, die allgemeine Morphologie des Eies zum Abschlufs zu bringen und demgemäfs auch den Eiformen einiger andrer Tierarten noch eine kurze Betrachtung zu widmen, freilich nur in soweit, als ihnen besondere den bisher besprochenen Eiern fehlende Merkmale eigentümlich sind. Wir übergehen daher das Ei der beschuppten Amphibien, welches dem Vogelei ganz analog gebaut ist, und dessen hervorragendste Eigentümlichkeit, den kristallinischen Inhalt der Dotterbläschen, wir in andern eine genauere Beschreibung erheischenden Eiarten wiederfinden werden. Etwas länger haben wir uns dagegen bei dem Ei der nackten Amphibien aufzuhalten, welches dem Säugetierei sowohl äufserlich als auch in bezug auf den Umfang des Furchungsprozesses sehr nahe steht und wie dieses eine strukturlose Membran, einen dieselbe ausfüllenden Dotter und ein in letzteren eingebettetes Keimbläschen besitzt. Als Repräsentant dieser Eierklasse möge uns das Froschei dienen. Die äufsere Eihaut desselben ist relativ beträchtlich dünner als die Zona des Säugetiereies; die dicke aus einer eiweifsähnlichen Substanz gebildete klare Hülle, welche das Froschei nach seinem Austritt aus dem Tierkörper umgibt, ist ihm erst im Eileiter beigegeben worden und folglich gerade so wie das Albumin des Vogeleies als eine accessorische Zuthat anzusehen. Eine Mikropyle ist im Froschei ungeachtet vieler Bemühungen bisher nicht aufzufinden gewesen, obwohl Newport und später Bischoff das Eindringen der Samenelemente in das Innere des Eies direkt beobachten konnten. Das Froschei erscheint nicht gleichförmig gefärbt, sondern halb hell, halb dunkel; man unterscheidet (schon im Eierstock, der dadurch das bekannte gesprenkelte Aussehen erhält) eine kleinere weifsliche Hälfte, welche an dem freien Ei konstant nach unten gedreht ist, und eine gröfsere schwarzbraune, konstant nach oben gewandte Hälfte, welche beide mit verwaschenen Rändern ineinander übergehen. Ein höchst interessantes Verhalten zeigt der Dotter. Derselbe enthält neben einer grofsen Menge dichtgedrängter, in einer zähen Bindeflüssigkeit suspendierter feinerer und gröberer Körnchen von kugeliger Gestalt auch deutlich ausgesprochene kristallinische Gebilde in Form quadratischer Täfelchen von wechselnder Gröfse. Allgemein hat man dieselben früher ihres glänzenden Aussehens und der Form wegen für Fettkristalle gehalten. Es ist indessen leicht durch mikrochemische Behandlung der Beweis zu führen, dafs die Dotterkristalle durchaus nicht aus Fett, sondern im wesentlichen aus einer eiweifsartigen Substanz bestehen, wie unten zu erörtern ist. Ob man dieselben wirklich als Kristalle betrachten darf, ist von Valenciennes und Frémy[1] verneint, von Radlkofer[2] gegen letztere Autoren aufs neue verteidigt worden. Radlkofer beweist die kristallinische Natur der Dotterplättchen erstens aus der regelmäfsigen Kristallform, zweitens aus den bei Anwendung von Druck und andern äufseren Einflüssen auftretenden regelmäfsigen Spaltungslinien, vor allem aus der von ihm nachgewiesenen (von Valenciennes und Frémy geleugneten) doppelten Brechung der Plättchen, und endlich aus dem Umstand, dafs es ihm gelang dieselben umzukristallisieren. Bei den beschuppten Amphibien und Fischen sind die kristallinischen Dotterplättchen nicht frei suspendiert, sondern in Bläschen eingeschachtelt. Nach Agassiz'[3] Untersuchungen an Schildkröteneiern und Filippis[4] Beobachtungen an Eiern von *Cobitis taenia* enthalten die Dotterbläschen oder Dotterzellen in sich zunächst wieder andre Bläschen, in welchen erst die Dotterplättchen sich

---

[1] Valenciennes et Frémy, *Annal. de chim. et de phys.* 1857. III. Série. T. 1. p. 129.
[2] Radlkofer, *Ztschr. f. wiss. Zool.* 1858. Bd. IX. p. 529.
[3] Agassiz, *Contrib. to the nat. hist. of the Unit. States of America.* Vol. II. *Embryology of the turtle.* Boston 1857; *Jahresber. über d. Fortschr. d. Anatomie, Physiologie u. Generationslehre*, von Henle, Meissner u. Keferstein. 1858–60; *Ztschr. f. rat. Med.* 1862. III. R. Bd. XIII. p. 292.
[4] Filippi, *Ztschr. f. wiss. Zool.* 1859. Bd. X. p. 15.

befinden, und zwar bezeichnet AGASSIZ jene sekundären Bläschen bestimmt als Kerne, welche sich nachträglich in den fertigen Dotterzellen bilden, und die Dotterplättchen als die Kernkörperchen dieser Kerne. FILIPPI dagegen nennt nur die sekundären Bläschen Zellen und zwar Plättchenzellen, und die kristallinischen Plättchen ihre Kerne. Keiner dieser beiden Auffassungen können wir eine histologische Berechtigung zuerkennen.

Eine gesonderte Betrachtung verdienen wegen ihrer mannigfachen Eigentümlichkeiten auch die Fischeier. Man unterscheidet in denselben, gerade so wie in den Eiern der Vögel und beschuppten Amphibien, einen Bildungs- von einem Nahrungsdotter, indem konstant nur ein kleiner, das Keimbläschen einschliefsender Teil des Dotters durch Furchung in Embryonalzellen verwandelt, der übrige gröfsere Teil erst später von dem Embryo als Nahrungsmaterial verwendet wird. Es gehören hiernach also die Fischeier in die Kategorie der meroblastischen Eier.

Unter den besonderen Merkmalen, welche das Fischei auszeichnen, heben wir zunächst in bezug auf die Eihülle hervor, dafs dieselbe bei den verschiedenen Fischarten ungleichmäfsig gebaut ist, bei den einen (Barsch, Kaulbarsch, Hecht, Neunauge, vielen Cyprinoiden) aus zwei ineinander geschachtelten Kugelschalen, bei den andern (Lachsarten, Barbe, Schlammpeitzger) aus einer einzigen Lage, wie bei den übrigen Wirbeltieren, hergestellt ist. Bei dem Flufsbarsche (*Perca fluviatilis*), welcher eine doppelschichtige Eihaut hat, ist die Oberfläche der äufseren Lage (Eikapsel, J. MUELLER) mit regelmäfsigen rechtsseitigen Facetten bedeckt, den Abdrücken des Epithels nach REICHERT[1], von welchem das Ei im Ovarium allseitig umschlossen wird. Bei andern Fischen, z. B. beim Hecht und beim Neunauge, besteht die äufsere Eikapsel nur aus einer vollkommen homogenen aufserordentlich durchsichtigen Schicht, bei noch andern erscheint dieselbe samtartig infolge zahlloser ihre Oberfläche überragender cylindrischer Stäbchen von zäher Konsistenz. Sehr schön ausgebildet zeigen ferner entweder beide Hüllhäute (Barsch, Stint) oder auch nur die eine derselben (Hecht), im letzteren Falle stets die innere dem Dotter zunächst gelegene, das System zahlloser feiner radiärer Porenkanäle[2], welchem wir schon in der *zona pellucida* des Säugetiereies begegnet sind, und welches in gewissen frühen Stadien der Entwickelung auch die Dotterhaut der Vögel und Batrachier durchzieht. Endlich, was der Eihaut des Fischeies ein ganz besonderes Interesse verleiht, gelingt es relativ leicht, in derselben eine Mikropyle nachzuweisen. Von BRUCH[3] am Forellenei entdeckt und sodann von REICHERT als konstantes Attribut zahlreicher Cyprinoiden- und andrer Fischeier erkannt, wurde die Mikropyle von dem letztgenannten Anatomen als ein mit weiter trichterförmiger Öffnung und engem inneren Hals versehener Kanal beschrieben, welcher die ganze Dicke beider Eihüllen durchsetzt und bis auf den Dotter hinabreicht. Spätere Beobachtungen haben indessen gelehrt, dafs auch Fischeier (Stint[4], Neunauge[5]) existieren, bei denen das Vorkommen der Mikropyle auf die innere Eihülle beschränkt ist.

Was den Dotter der Fischeier betrifft, so zerfällt derselbe, wie schon erwähnt, in den Bildungs- und den Nahrungsdotter; ersterer bildet eine dünne peripherische Schicht, welche etwa die Hälfte des Eies umfafst, letzterer füllt den übrigen Teil der Eihöhle aus. Bei vielen Fischen, Knorpel- wie Knochenfischen, finden sich im Dotter suspendiert die erwähnten kristallinischen Dotterplättchen, welche wir oben bei dem Ei der nackten Amphibien beschrieben. Häufiger als bei andern Wirbeltieren findet man im Fischdotter freie Fetttropfen von verschiedener Gröfse, besonders häufig

---

[1] REICHERT, *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1856. p. 83.

[2] J. MUELLER, *Monatsber. d. Berl. Akad.* März 1854. p. 164, u. *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1854. p. 186. — Vgl. auch LEYDIG, *Lehrb. d. Histologie.* Frankfurt a/M. 1857. p. 513.

[3] BRUCH, *Ztschr. f. wiss. Zool.* 1856. Bd. VII. p. 172.

[4] R. BUCHHOLTZ, *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1863. p. 71 u. 367.

[5] KUPFFER u. BENECKE, *Der Vorgang d. Befrucht. am Ei d. Neunaugen.* Königsberg 1878. p. 14.

peripherisch im Nahrungsdotter an der Stelle, wo er vom Bildungsdotter überzogen wird. Auf die äufserst interessanten Beobachtungen REICHERTS über die Kontraktilität des Gesamtdotters am Hechtei, welche sich durch regelmäfsige rhythmische Bewegungen im befruchteten Ei kund gibt, und auch diejenigen RANSOMS und STRICKERS über die Kontraktilität des Bildungsdotters im Ei der Stichlinge, der Forelle und andrer Fische kommen wir später zurück.[1] Das von REICHERT beschriebene eigentümliche Röhrensystem im erhärteten Hechtdotter ist von keinem späteren Beobachter wiedergesehen worden.

Das Keimbläschen der Fische endlich ist, wie überall, ein durchsichtiges Bläschen, besitzt aber regelmäfsig statt eines Keimflecks eine gröfsere Anzahl derselben in Form glänzender wandständiger Kügelchen.

So viel vom Bau der Wirbeltiereier; eine entsprechend spezielle Schilderung der Eier der wirbellosen Tiere, so vielfache interessante Einzelheiten sie auch darbieten, würde uns zu weit führen. Wir beschränken uns daher auf einige wenige Andeutungen. Als wesentliche Bestandteile und Merkmale finden wir auch bei ihnen überall ein Keimbläschen, eine an Formelementen mehr oder weniger reiche Dottermasse und eine äufsere Hülle, welche letztere nicht selten durch verschiedenartige Auflagerungen, Eikapseln und accessorische Zuthaten des Eileiters, verdickt ist. Form und Gröfse variieren natürlich in mannigfacher Weise. Die Gegenwart einer Mikropyle ist auch hier zwar noch nicht allgemein, aber doch bei einer beträchtlichen Anzahl von Tieren der verschiedensten Klassen nachgewiesen worden. So haben LEUCKARTS fleifsige Bemühungen die Mikropyle in den wunderbarsten Formverschiedenheiten als Gemeingut fast aller Insekteneier dargethan, J. MUELLER hat schon vor längerer Zeit einen Mikropylenkanal am Holothurienei entdeckt, LEUCKART denselben bestätigt, LEUCKART und KEBER eine gleiche Einrichtung am Ei von Anodonta beobachtet, MEISSNER eine offene Mündung am Ei von *Mermis albicans* und von *Ascaris mystax* beschrieben (letztere Beobachtung wird freilich von BISCHOFF u. a. als irrig angefochten), MEISSNER eine Mikropyle bei *Gammarus pulex*, DE LA VALETTE bei zahlreichen Amphipoden gesehen u. s. w. Ganz besonders verweisen wir auf LEUCKARTS Arbeit und Abbildungen; die reichen Aufschlüsse, welche uns dieselben über den Bau des Insekteneies verschafft, sind in mehrfacher Beziehung von Interesse; es ist ebenso interessant, die mannigfachen Konformationen und Zeichnungen des sogenannten Chorions, d. h. einer sekundär auf die ursprüngliche einfache zarte Dotterhaut bei allen Insekteneiern aufgelagerten zweiten Hülle, als die zierlichen Mikropylenbildungen an dem Befruchtungspol derselben zu verfolgen.[2]

Nach dieser kurzen Übersicht der wichtigsten Eiformen haben wir jetzt unserm früher angedeuteten Plane gemäfs die Vorgänge der Eientstehung, der Oogenese, näher ins Auge zu fassen; denn ohne die Kenntnis derselben läfst sich über die histologische und physiologische Bedeutung des Eies und seiner Bestandteile kaum etwas Sicheres aussagen, während gerade mit Hilfe derselben auf das überzeugendste dargethan werden kann, dafs alle Eiformen, mindestens der Wirbeltiere, ungeachtet ihrer im fertigen Zustande oft so abweichenden äufseren Erscheinung, durchgängig nach dem gleichen Schema gebaut sind, und dafs die erste Anlage aller in einer einfachen membranlosen Zelle von epithelialem Ursprunge gegeben ist, deren nacktes Protoplasma erst nachträglich eine membranöse Hülle und durch Aufnahme körniger oder bläschenförmiger Elemente die Merkmale des Dotters erhält.

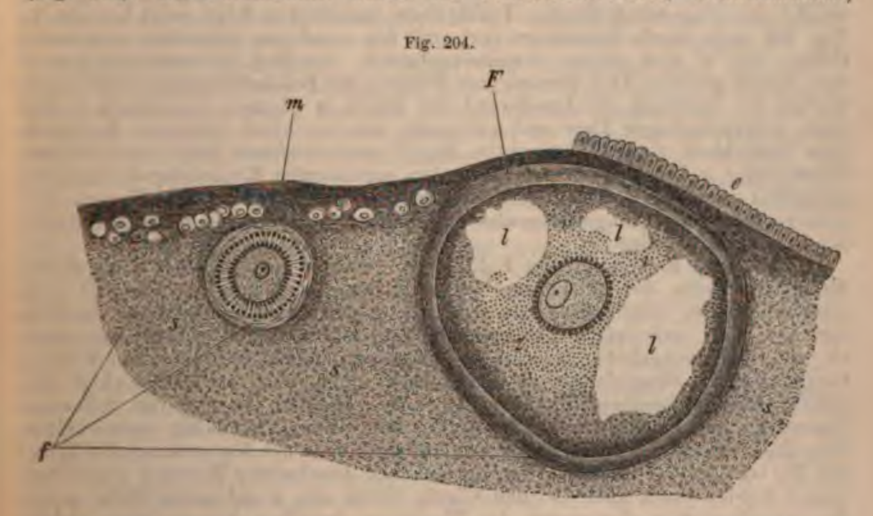
Die Entstehung der Eier ist auf das innigste verknüpft mit derjenigen des Eierstocks, des Ovariums, in welchem sie bis zu ihrer völligen Reife

[1] REICHERT, *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1856. p. 125. — STRICKER, *Wiener Stzber.* Math.-natw. Cl. 2. Abth. 1866. Bd. LIV. p. 116. — RANSOM, *Philosoph. Transactions for the year* 1868. London Vol. CLVII. p. 431.

[2] Vgl. J. MUELLER, *Monatsber. d. Berl. Akad.* April 1851. p. 234; *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1854. p. 60. — LEUCKART, ebenda. 1855. p. 90.

aufbewahrt werden. Um verständlich zu bleiben, sind wir daher genötigt, eine kurze histologische Schilderung dieses für die Fortpflanzung der Art so überaus wichtigen Organs in seiner völlig entwickelten Gestalt voranzuschicken. Man unterscheidet im allgemeinen an jedem Ovarium eines Säugetiers oder Menschen das Stroma (*s*, Fig. 204), welches aus einem zellreichen, Blut- und Lymphgefäfse[1] führenden Bindegewebe besteht, den Überzug (*e* Fig. 204) desselben, welcher aus kleinen Cylinderzellen gebildet wird, und innerhalb des Stroma die in grofser Zahl sämtlich nahe der Epitheldecke untergebrachten Eifollikel (*f* Fig. 204). Letztere, welche naturgemäfs das Hauptinteresse in Anspruch nehmen und am häufigsten als GRAAFsche Follikel (früher *ovula Graafiana*), bisweilen auch als Eikapseln, *ovisacs*, bezeichnet werden, verhalten sich beim Menschen und bei Säugetieren, wie die beigegebene Abbildung (Fig. 204), ein Durchschnitt durch ein Kaninchenovarium, veranschaulicht,

Fig. 204.



folgendermafsen. Man findet zunächst, dafs die einzelnen Follikel sehr erheblich der Gröfse nach differieren. Die kleinsten, welche die Mehrzahl ausmachen, bilden in der Regel eine mehrschichtige Lage in nächster Nachbarschaft des Epithelüberzugs. Bei stärkerer Vergröfserung erkennt man, dafs ihre äufserste Peripherie von einem einschichtigen, aus stark abgeplatteten, übrigens membranlosen Zellen zusammengesetzten Epithel, dem ersten Beginn der späteren *membrana granulosa*, eingenommen wird, welche allseitig das im Zentrum gelegene runde, noch relativ kleine Ei umschliefst. Eine besondere *membrana propria*, welche das Epithel dieser jungen GRAAFschen Follikel gegen das bindegewebige Ovariumstroma abgrenzt, fehlt durchaus. Nur die Ordnung der Bindegewebselemente zeigt, wie man jedoch erst an gröfseren Follikeln (*m* Fig. 204) deutlich wahrnimmt, in der Umgebung derselben einige Veränderungen, insofern seine Elemente eine zum Follikelumfang konzentrische Richtung erhalten haben und somit den ersten Grund zu der späteren bindegewebigen *theca folliculi Graafiani* liefern. Im übrigen fällt an den gröfseren Follikeln die beginnende Wucherung der *membrana granulosa* auf, welche in dem durch die Abbildung wiedergegebenen bereits aus zwei Zellschichten

[1] HIS, *Arch. f. mikroskop. Anat.* 1865. Bd. I. p. 151. — E. L. CALL u. S. EXNER, *Wiener Sitzber.* Math.-natw. Cl. III. Abth. 1875. Bd. LXXI. p. 321.

besteht, und ferner die fast schon vollendete Ausbildung des mit *zona pellucida*, Dotter, Keimbläschen und Keimfleck versehenen Eies. Noch ein Schritt weiter führt uns zu Follikeln von dem Aussehen des durch *F* (Fig. 204) veranschaulichten. Hier findet man erstens die *theca folliculi Graafiani* in zwei Schichten gesondert, eine innere bei schwacher Vergrößerung nicht zu erkennende, in welcher die Formelemente des Bindegewebes keine ausgesprochene Richtung einschlagen, und eine äußere, in welcher sie konzentrisch verlaufen. Was aber die entwickelteren Follikelformen vorzugsweise auszeichnet, ist die mächtig gewucherte, vielschichtige *membrana granulosa*, welche das Ei umhüllt, jedoch bereits an mehreren im Follikelinneren gelegenen Orten (*lll*) defekt geworden ist und daselbst unregelmäßige Spalten und Hohlräume bildet, welche während des Lebens im unversehrten Zustand mit Flüssigkeit, dem *liquor folliculi Graafiani*, ausgefüllt sind. Die letzte Entwickelungsstufe endlich, welche der eben beschriebenen Follikelform unmittelbar folgt, zeigt uns die in Fig. 203 noch durch Zellstränge (*vv*) von der *membrana granulosa* getrennten Höhlen (*lll*) in eine einzige zusammengeflossen. Der Rest der *membrana granulosa*, deren größter Teil offenbar zur Bildung der Follikelflüssigkeit verbraucht worden ist, überzieht die Innenwand der Theca in dünner, wenn auch immer noch mehrschichtiger Lage und entsendet nur an einer einzigen, bezüglich ihrer Örtlichkeit keiner bestimmten Regel[1] unterworfenen Stelle einen dicken Zellenstrang (*z* Fig. 204) zentralwärts, den sogenannten Keimhügel, *cumulus proligerus* (um Verwechselungen mit dem *discus proligerus* des Eies zu vermeiden, besser als Eihügel, *cumulus ovigerus*, zu bezeichnen), in dessen Gipfel das Ei eingebettet liegt.

Bau und Entstehung der Follikel bis zu ihrer schließlichen Reife durch die ganze Reihe der Wirbeltiere zu verfolgen, ist hier nicht der Ort und erscheint um so überflüssiger, als gegenwärtig wohl kein Zweifel mehr darüber herrscht, daß prinzipielle Unterschiede nirgends bestehen. Eines nur muß als wichtig hervorgehoben werden, der Umstand nämlich, daß von allen Wirbeltieren nur die Säugetiere und der Mensch einen von Follikelflüssigkeit umspülten Eihügel besitzen, die Eier sämtlicher übrigen dagegen von frühester Jugend an bis zur völligen Reife allseitig von einer gleichmäßig entwickelten Granulosa umhüllt werden.[2] Der wesentliche Inhalt des Graafschen Follikels, das Ei, ist allerorts und, wie der irrtümlichen Anschauung Meckels gegenüber betont werden muß, auch bei den Vögeln durch eine membranöse Hülle gegen die Granulosazellen abgegrenzt; das Wachstum desselben kommt aber nichtsdestoweniger durch Vermittelung eben dieser Zellen zustande, und zwar höchst wahrscheinlich in der Art, daß feine Protoplasmafortsätze derselben die Dottermembran an zahlreichen Stellen durchbohren und die Dotterbestandteile, auf deren steter Abscheidung die Größenzunahme des anfänglich nur kleinen Eies beruht, letzterem unmittelbar zuführen. Je nachdem dieselben nun spärlich oder reichlich in dem Eiprotoplasma abgelagert werden, die Masse des letzteren wenig oder stark auseinanderzerren, entstehen im ersteren Falle die holoblastischen Eier, deren gesamter von der Dottermembran oder Zona pellucida umschlossener Inhalt nach erfolgter Befruchtung dem Furchungsprozesse anheimfällt, sich mithin in toto teilungsfähig erweist, im zweiten Falle die meroblastischen Eier, bei welchen nur ein relativ kleiner, das Keimbläschen enthaltender Dotterabschnitt der Furchung unterliegt, der Rest erst später als Nahrungsmaterial von den zahlreicher gewordenen Zellbildungen des Embryo aufgesogen und assimiliert wird. Hiernach bestehen also im Grunde zwischen beiden Eiformen nur graduelle, keine qualitativen Unterschiede, die Eierstocksprodukte sämtlicher Wirbeltierklassen sind völlig homologe Bildungen, wie schon früher von uns als wahrscheinlich hingestellt worden ist, aber erst durch die Oogenese

---

[1] Vgl. Waldeyer, *Eierstock u. Ei* etc. p. 40.
[2] Vgl. Waldeyer, *Eierstock u. Ei* etc. p. 81 u. fg.

bewiesen werden konnte. Differenzen existieren nur bezüglich der gröfseren oder geringeren Zerklüftung des Eiprotoplasmas durch die eingelagerten Dotterbestandteile.

Eine zweite Frage, deren gänzliche Lösung ebenfalls erst von einer genauen Feststellung aller die Oogenese betreffenden Momente erwartet werden kann, ist diejenige nach der Zellnatur des Eies.

Für die holoblastischen Eier hängt die Entscheidung allein davon ab, welche Bedeutung man der *zona pellucida* beizumessen, ob man dieselbe als ein Ausscheidungsprodukt der Granulosazellen oder als ein Erzeugnis des Eiprotoplasmas selbst anzusehen hat, für die meroblastischen aufserdem noch davon, welche Tragweite man dem Umstand zuerkennen will, dafs sie nach geschehener Befruchtung nicht durchweg, sondern nur zum teil einer direkten Zerklüftung in embryonale Zellen unterliegen, insbesondere ob diese Thatsache ausreicht, um schon dem unbefruchteten Ei die einheitliche Natur abzustreiten. Wird die *zona pellucida* von den Zellen der *membrana granulosa* um das Protoplasma der jungen Eizelle abgelagert, wie einige Anatomen behaupten[1], so ist sie ein accessorisches Gebilde, das reife Säugetierei folglich keine einfache Zelle, entsteht sie dagegen aus dem Protoplasma des jungen Eies, so ist sie nichts weiter als eine einfache Zellmembran, und die Zellnatur des Säugetiereies aufser Zweifel. Beide Ursprungsweisen der *zona pellucida* sind möglich, zu gunsten der zweiten spricht indessen sehr entschieden die Beobachtung Ed. v. Benedens[2], dafs in Graafschen Follikeln einer Fledermausart (*Rhinolophus ferrum-equinum*), welche mehrere Eier zugleich statt nur eines einzigen einschliefsen, es auch an den wechselseitigen Berührungsflächen derselben, wo es keine Granulosazellen gibt, zur Entwickelung der fraglichen Hüllhaut kommt. Ist aber erst dem holoblastischen Säugetierei die Zellnatur gesichert, so ist sie es auch dem nach völlig übereinstimmenden Gesetzen sich bildenden meroblastischen der Vögel, Reptilien u. s. w. Denn zugegeben, dafs letzteres aus ungleichwertigen Teilen aufgebaut ist, wie die Vorgänge bei der Furchung beweisen, so enthält dieses Zugeständnis an und für sich nichts, was dem Wesen einer einfachen Zelle widersprechen würde. Besteht doch jede Zelle aus ungleichwertigen Elementen, Kern, Kernkörperchen, Protoplasma, denen sich in vielen Fällen als viertes noch die Zellmembran zugesellt. Es hätte mithin auf Grund der erwähnten Wahrnehmung Ed. v. Benedens die Auffassung sowohl des holoblastischen als auch des meroblastischen Eies als einfache Zellen die höchste Berechtigung.

Der letzte Schritt, welcher zu thun übrig bleibt, führt uns noch weiter in die Entstehungsgeschichte des Eies zurück. Während uns bisher nur die Wachstumsvorgänge des bereits fertig angelegten Graafschen Follikels und seines Ovulum gefesselt haben, handelt es sich jetzt darum, zu erfahren, wie die Eier in den Follikeln und wie diese Follikel entstehen, welche so wesentlich nicht allein von den Elementen aller andern drüsigen Organe, sondern auch von den schlauchförmigen Keimdrüsen der wirbellosen Tiere differieren. Wir werden hierbei selbstverständlich gänzlich von den älteren als irrig erkannten Anschauungen absehen, nach welchen die Graafschen Follikel von haus aus in Form gesonderter Bildungen auftreten sollten; was aus jener hinter uns liegenden Epoche hervorzuheben ist, hat lediglich auf die einstmals viel bestrittenen Mitteilungen Valentins[3] und diejenigen Billroths[4] Bezug zu nehmen, von welchen der erstere angegeben hatte, dafs das Ovarium der Embryonen einen röhrigen Bau besitze, der letztere, dafs er bei einem kaum 4monatlichen menschlichen Fötus die Entstehung Graafscher Follikel durch

---

[1] Vgl. Pflueger, a. a. O., u. *Unters. a. d. physiol. Labor. zu Bonn.* Berlin 1865. p. 176. — Balfour, *Quarterly Journ. of microscop. science.* 1878. p. 383. — Waldeyer, a. a. O. p. 41.

[2] Ed. v. Beneden, *Arch. de biologie.* 1880. Vol. V. p. 511 u. 516.

[3] Valentin, *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1838. p. 526.

[4] Billroth, ebenda. 1856. p. 149.

Abschnürung aus cylindrischen Zellschläuchen beobachtet habe. Diese, wie jetzt allseitig anerkannt wird, überaus wichtigen Befunde blieben gänzlich unbeachtet und wurden erst dann ihrem unverdienten Vergessensein entrissen, als es PFLUEGER[1] in einer bahnbrechenden Arbeit gelungen war, dieselben jedem Zweifel zu entrücken und in vielen wesentlichen Punkten zu erweitern.

Die wichtigsten Ergebnisse der PFLUEGERschen Untersuchungen sind folgende. Bei allen Säugetieren enthält das Eierstocksstroma zu gewissen Zeiten der fötalen Entwickelung eine große Anzahl von Schläuchen, welche sich bei Anwendung geeigneter Methoden als solche unzweideutig nachweisen und isolieren lassen. Diese Schläuche verlaufen im allgemeinen von der Oberfläche des Eierstocks radiär gegen die Tiefe, wobei sie entweder einfach bleiben oder sich verästeln, stets aber beträchtlich an Dicke zunehmen. Die äußeren, der Oberfläche nahen, dünnen Teile der Schläuche ergeben sich nach der Beschaffenheit ihres Inhalts als die jüngeren und jüngsten Entwickelungsstufen, die inneren, dickeren als die älteren, weiter vorwärts geschrittenen. Ihr zelliger Inhalt, den PFLUEGER nach außen von einer besonderen *membrana propria* abgegrenzt sieht, tritt ursprünglich als wandständiges Epithel auf, differenziert sich indessen später in zwei wesentlich verschiedene Elemente, die Eier und die Epithelzellen der *membrana granulosa*. An ihrem peripheren dünnen Ende geht nach PFLUEGERS Beobachtungen an Katzenovarien das Epithel der Schläuche unmittelbar in das Epithel der äußeren Eierstocksfläche über. Eben dieses Endstück, das „Keimfach“ PFLUEGERS, besteht aus sehr kleinen, zarten, blassen, rundlichen Bläschen, welche dicht gedrängt in eine spärliche Menge feinkörnigen Protoplasmas eingebettet sind. Häufig findet man dieselben in der Teilung begriffen. Diese Bläschen sind nach PFLUEGER Zellenkerne, jeder von Anfang an mit einer wenn auch noch so dünnen, wahrscheinlich aber membranlosen Protoplasmaschicht umgeben. Ob diese Urzellchen durch freie Zellbildung entstanden sind oder aus den Embryozellen stammen, läßt PFLUEGER unentschieden. Ihr Zellcharakter tritt um so klarer hervor, je weiter vom äußeren Schlauchende entfernt sie sich befinden; ein und derselbe Schlauch zeigt während gewisser Entwickelungsepochen des Fötus in regelmäßiger Reihenfolge von außen nach innen alle überhaupt möglichen Umbildungsgrade dieser Epithelien. Alsbald beginnt nun auch in einem Teile derselben ein Umbildungsprozeß wahrnehmbar zu werden, welcher rasch zu einer Sonderung der ursprünglich gleich beschaffenen Zellbildungen in zwei scharf unterschiedene Gruppen führt. Man bemerkt, wie in einigen von ihnen ein starkes Wachstum des Kerns stattgefunden haben muß, welcher das Aussehen eines großen wasserklaren Bläschens gewinnt und gleichzeitig ein anscheinend solides stark glänzendes Kernkörperchen erhält. Das Protoplasma grenzt sich bestimmter ab, anfangs immer noch als äußerst schmaler Hof, es treten in seiner hyalinen Grundmasse einzelne blasse Granula auf und nach PFLUEGERS allerdings nicht streng erwiesener Überzeugung jetzt schon eine zarte äußere Zellmembran. Diese Zellen sind die primordialen Eier oder Ureier, d. h. Mutterzellen, aus denen sich durch Knospung und Teilung die eigentlichen Eier bilden. Diese Ureier erhalten allmählich alle wesentlichen Eicharaktere; auch der Dotterhof wächst beträchtlich, und es treten in ihm die gröberen, stärker glänzenden Körnchen auf. An solchen Eiern zeigen sich jetzt zwei höchst interessante Phänomene. Erstens beobachtete PFLUEGER an ihnen regelmäßig spontane Kontraktionen ihres Protoplasmas, welche nicht allein verschiedene Formveränderungen, Einschnürungen, sondern sogar Lokomotion derselben hervorbrachten. Zweitens sah PFLUEGER unzweifelhaft diese Ureier sich durch Knospung vermehren. Es gelang ihm, den Hergang dieser Vermehrung direkt unter dem Mikroskop zu verfolgen. Das Urei treibt eine Ausstülpung, welche von

[1] PFLUEGER, *Allgem. med. Centralztg.* 1861. p. 329, 1862. p. 17, 697 u. 713; *Über d. Eierstöcke der Säugethiere u. d. Menschen.* Leipzig 1863; *Unters. a. d. physiol. Laborat. zu Bonn.* Berlin 1865. p. 173.

ihm durch eine Einschnürung mehr und mehr sich abgrenzt, der Zellkern rückt in die Einschnürungsstelle, während der abgeschnürte Teil weiter wächst, und zerfällt rasch in zwei klare runde Bläschen, von denen das eine der Mutterzelle verbleibt, das zweite sich in die Tochterzelle begibt; jenes nimmt das ursprüngliche Kernkörperchen (den Keimfleck des Ureies) mit sich, in diesem erscheint nachträglich plötzlich ein neues Kernkörperchen. Die Tochterzellen bewahren noch ihren Zusammenhang mit den Mutterzellen, und so entstehen durch diese fortgesetzte Knospung zusammenhängende perlschnurartige Reihen von Eiern, „Eiketten“, welche einzeln oder mehrere nebeneinander (Katze) das Innere der Eischläuche ausfüllen. In den äufseren Teilen der Schläuche bilden die Eiketten den Hauptinhalt, in den inneren dagegen ändert sich das Verhältnis durch eine mächtige Vermehrung der zweiten Art

Fig. 205.



von Zellen, d. i. durch die beginnende Follikelbildung. Eben diese ursprünglich den Ureiern völlig gleichenden, erst später infolge ihrer geringeren Gröfsenzunahme sich von ihnen unterscheidbar abgrenzenden Zellen, welche in den mittleren Teilen des Schlauchs nur spärlich vorkommen, sind es, welche in den inneren Teilen des Schlauchs durch rasche Vermehrung stark wuchernd die Eiketten mit einem Zellenbeleg zu umwachsen beginnen. Wo nur eine Eikette im Schlauch sich findet, erscheint jetzt die zweite Zellenart als wandständiges Epithel, die Eikette als Inhalt des Schlauchkanals; wo mehrere Eiketten nebeneinander liegen, bilden die Zellenüberzüge sekundäre Schläuche, deren jeder als Epithel eine Eikette umschliefst. Die Zellen dieses Epithels beginnen nun durch weitere Wucherung sich auch zwischen je zwei hintereinanderliegende Eier derselben Kette einzudrängen, dieselben dadurch mehr und mehr auseinander zu treiben und endlich voneinander zu reifsen, so dafs jedes, ringsum

von einer einfachen Zellentapete umkleidet, selbständig wird. Gleichzeitig treibt auch die *membrana propria* membranöse Fortsätze in die Höhle des Schlauchs, welche sich als Septa zwischen je zwei zunächst durch das Epithel getrennte Eier einschieben und so den Schlauch in einzelne Fächer zerklüften, deren jedes ein von seinem Epithel, d. i. der jungen *membrana granulosa*, umgebenes Ei enthält. Damit ist die Anlage der jungen Follikel vollendet. Zur Erläuterung dieser PFLUEGERschen Darstellung des Ei- und Follikelursprungs mögen die vorstehenden derselben entlehnten Abbildungen dienen.

A (Fig. 205) stellt das äufsere Ende eines Eierschlauchs vom Kalbe dar mit den ersten Anfängen der Eier im Keimfach und ihrer Weiterentwickelung bis zu Eiketten, *B* eine in der Follikelbildung begriffene Schlauchabteilung, *C* einen einzelnen in der Abschnürung begriffenen Follikel, dessen Ei noch an den Abschnürungspolen die Dotterfortsätze, durch die es mit seinen Nachbarn zur Eikette verbunden war, zeigt; *D* eine Kette fertig geschiedener Follikel vom Kalbe, und *E* endlich ein in Teilung begriffenes Urei der Katze.

Die Diskussion, welche diese überraschende Lehre PFLUEGERS hervorrief, hat einen sehr bemerkenswerten Verlauf genommen und ist gegenwärtig noch keineswegs zum Abschlufs gelangt. Man hat anfänglich die Existenz der PFLUEGERschen Schläuche gänzlich zu leugnen versucht[1] und damit geglaubt, der neuen Anschauung allen Boden entzogen zu haben. Dann fanden sich aber auch Beobachter[2], welche sich im Sinne PFLUEGERS aussprachen, und endlich haben sich aus den widersprechenden und bestätigenden Angaben der verschiedenen Forscher zwei in gewissen Punkten voneinander abweichende Ansichten herausgebildet, welche sich nichtsdestoweniger beide mit der PFLUEGERschen Grundidee ohne Schwierigkeiten vereinigen lassen; die eine rührt von WALDEYER[3] her, die andre ist durch KOELLIKER[4] geltend gemacht worden. Der wichtige, nachträglich mehrfach bestätigte Befund, von welchem WALDEYERS Untersuchungen ausgehen, ist die Thatsache, dafs in sehr frühen, von PFLUEGER nicht berücksichtigten Entwickelungsepochen der Epithelüberzug des Ovarium, das Keimepithel, wie es WALDEYER nennt, Sprossen treibt, welche in das Bindegewebsstroma der embryonalen Eierstocksanlage eindringen und daselbst ein oberflächlich gelegenes, unregelmäfsig geformtes Maschennetz zusammensetzen. Von diesem Augenblick an nimmt aber die weitere Entwickelung des Ovarium im grofsen ganzen den von PFLUEGER geschilderten Verlauf. Die anfänglich aus gleichartigen Elementen des Keimepithels bestehende Substanz der netzförmig untereinander verbundenen Sprossen erfährt eine Sonderung in wandständige Elemente, welche ihren primitiven Charakter bewahren, und in axiale, welche sich durch das mächtige Wachstum ihrer Kerne und das Erscheinen glänzender Kernkörperchen als die ersten Anlagen der Eier, als Primordialeier, dokumentieren. Späterhin werden diese offenbar den von PFLUEGER gesehenen Zellschläuchen entsprechenden Bildungen durch Wucherungsvorgänge des umgebenden Bindegewebes vielfach durchbrochen und in eine grofse Zahl kleiner rundlicher Ballen zerlegt, die ersten Anlagen der GRAAFschen Follikel, die Primordialfollikel. Was PFLUEGER also auf Grund seiner Beobachtungen nur vermuten durfte, ist durch WALDEYER auf

---

[1] BISCHOFF, *Stzber. d. k. bayr. Akad. d. Wiss.* 1863. Bd. I. p. 242. — HENLE, *Hdb. d. system. Anat.* 1. Aufl. 1866. Bd. II. *Eingeweidelehre.* p. 485. — GROHE, *Arch. f. pathol. Anat.* 1863. Bd. XXVI. p. 271, Bd. XXVIII. p. 570. — QUINCKE, *Ztschr. f. wiss. Zool.* 1863. Bd. XII. p. 483. — SCHROEN, ebenda. p. 409, u. MOLESCHOTTS *Unters. z. Naturl.* 1865. Bd. IX. p. 102.

[2] SPIEGELBERG, *Arch. f. pathol. Anat.* 1864. Bd. XXX. p. 466. — LETZERICH, in PFLUEGERS *Unters. aus dem physiol. Laborat. zu Bonn.* Berlin 1865. p. 178. — O. FUNKE, *Lehrb. d. Physiol.* 4. Aufl. 1866. Bd. II. p. 972. — LANGHANS, *Arch. f. pathol. Anat.* 1867. Bd. XXXVIII. p. 543. — STRICKER, *Wiener Stzber.* Math.-natw. Cl. II. Abth. 1866. Bd. LIV. p. 116. — KOELLIKER, *Hdb. d. Gewebelehre.* 5. Aufl. Leipzig 1867. p. 549. — ED. V. BENEDEN, *Recherches sur la composition et la signification de l'oeuf. Bulletin de l' Académie royale de Belgique.* 1868. T. XXXIV. p. 1 (156).

[3] WALDEYER, *Eierstock u. Ei.* Leipzig 1870.

[4] KOELLIKER, *Entwicklungsgesch. d. Menschen u. d. höheren Thiere.* 2. Aufl. Leipzig 1876—79. p. 970.

das glänzendste erwiesen worden. Die jungen Ovula sind von haus aus echte Zellen und entstammen dem epithelialen Überzug des Ovarium, letzterer ist es auch, welcher die Elemente der Granulosa liefert, das Keimepithel ist somit die gemeinsame Quelle der Eier und des Follikelepithels.[1]

Die schöne Klarheit der WALDEYERschen Darstellung und die Sorgfalt der Beobachtungen, auf welche dieselbe sich stützte, haben allenthalben bereitwilligste Anerkennung gefunden. Auch hat die Mehrzahl der Forscher seinen Angaben über die Beziehungen der späteren Ovula zum Keimepithel beigepflichtet, und selbst GOETTE[2], welcher die Primordialeier bei der Unke (*Bombinator igneus*) nicht aus dem Wachstum einer einzigen Keimepithelzelle, sondern aus der Verschmelzung mehrerer, durch Kopulation gleichsam, hervorgehen läfst, behält immerhin den Grundgedanken WALDEYERS bei. Nur der zweite Teil seiner Lehre, dafs auch das Follikelepithel aus dem Keimepithel herzuleiten sei, ist in beachtenswerter Weise angefochten worden. Bereits SCHROEN und ebenso auch HIS hatten Veranlassung gefunden, den Granulosazellen einen andren Ursprung als den Primordialeiern zuzuerkennen, und wenn sie auch in bezug auf die Quelle, welche sie in gewissen Bindesubstanzzellen des Ovarium vermuteten[3], irrten, das Motiv, welches ihren Bestrebungen zu Grunde lag, ist jedenfalls nicht ohne Belang. Denn wirklich scheint es als ein regelmäfsiges Vorkommnis bezeichnet werden zu müssen, dafs die oberflächlichsten Gruppen von Primordialeiern, die jüngsten Sprossen des Keimepithels, ungeachtet ihres bereits klar ausgeprägten Eicharakters gänzlich nackt ohne jede Epithelumhüllung in dem Bindegewebsgerüste des Eierstocks zerstreut liegen und eine solche erst nachträglich erhalten. Ganz bestimmt wurde dieselbe von PFLUEGER[4] auch bei den jungen Follikeln des Froschovarium vermifst. Dafs die Granulosazellen der Follikel von den zahlreichen lymphoiden Wanderzellen des Ovariumstromas abstammen sollten, wie HIS will und A. SCHULTZ für das Ovarium der Selachier als wahrscheinlich bezeichnet[5], ist durch WALDEYER[6] wohl genügend widerlegt worden; nicht so leicht dürfte aber die Vermutung KOELLIKERS abzuweisen sein, dafs eine andre Art epithelialer Stränge, welche von dem WOLFFschen Körper (s. o. p. 472) aus in die Eierstocksanlagen hineinwuchern, als die wahren Bildungsstätten der Follikelepithelien anzusehen wären. WALDEYER[7], welchem diese Art von Epithelröhren keineswegs entgangen ist, läfst dieselben zu dem späteren Nebeneierstock, Parovarium (Epoophoron), verkümmern, dagegen sucht KOELLIKER zu beweisen, dafs ihnen gerade die Aufgabe zufalle, das Follikelepithel zu produzieren. Die Eischläuche PFLUEGERS, deren Vorhandensein KOELLIKER den widerstreitenden Angaben WALDEYERS gegenüber durchaus aufrecht erhält, stellen nach ihm nichts Andres vor als die hohlen Sprossen der WOLFFschen Körper, in deren Lumen die Primordialeier eingedrungen sind, und deren spätere Zerklüftung durch die wuchernden und einschnürenden Bindegewebszüge des Eierstockstromas in bereits erörterter Weise zur Bildung der Primordialfollikel führt. Um die Ansicht KOELLIKERS also in Kürze auszusprechen, so stimmt derselbe mit WALDEYER darin überein, dafs auch er die Primordialeier aus dem Keimepithel hervorgehen läfst, den Granulosazellen der Follikel dagegen einen andren Ursprung und zwar aus den Epithelsprossen der WOLFFschen Körper zuweist.

---

[1] Für diese Ansicht hat sich auch ausgesprochen BALFOUR, *Quarterly Journal of microscop. science*. 1878. p. 383.

[2] GOETTE, *Entwicklungsgesch. der Unke (Bombinator igneus) als Grundlage einer vergl. Morphologie der Wirbelthiere*. Leipzig 1874.

[3] Vgl. SCHROEN, a. a. O. — HIS, *Unters. üb. d. erste Anlage d. Wirbelthierleibes. I. Die Entwickl. d. Hühnchens im Ei*. Leipzig 1868. — FOULIS, *Transact. of the Royal Soc. of Edinburgh*. 1875. Vol. XXVII.

[4] PFLUEGER, PFLUEGERS *Arch*. 1882. Bd. XXVI. p. 244 (251).

[5] A. SCHULTZ, *Arch. f. mikroskop. Anat.* 1875. Bd. XI. p. 574.

[6] WALDEYER, a. a. O. p. 64.

[7] WALDEYER, a. a. O. p. 141.

Eine Entscheidung zwischen den Ansichten WALDEYERS und KOELLIKERS zu treffen, ist zur Zeit nicht möglich und kann erst von zukünftigen Spezialuntersuchungen erwartet werden. Wie dieselbe aber auch ausfallen möge, die Frage nach der Entstehung des Wirbeltiereies, seine epitheliale Abkunft, scheint gesichert. Auf welche allmähliche Weise das klare Protoplasma der ursprünglichen Epithelzelle bei den Wirbeltieren zum Dotter umgewandelt wird, haben wir früher geschildert; bei andern, namentlich wirbellosen Tieren (z. B. den Cestoden, Trematoden und Nematoden), sind es besondere Abteilungen der die vorrückenden Eichen aufnehmenden Keimschläuche, die **Dotterstöcke**, in welchen rasch die fragliche Umwandlung erfolgt oder nach der andren Ansicht eine daselbst gebildete Dotteremulsion von den Keimbläschen attrahiert wird. Bei der Mehrzahl der Tiere entstehen die Formelemente gleichmäfsig zerstreut im ganzen Dotter, bei andern nur an einer bestimmten beschränkten Stelle. So erscheint im Froschei anfangs das Keimbläschen von einer vollkommen hyalinen Dottersubstanz ohne Formelemente umgeben, erst später zeigt sich an einer Stelle neben dem Keimbläschen ein kugeliger oder halbkugeliger Haufen von Körnchen, „**Dotterkern**", welcher sich dann schichtenweise verkleinert, indem seine Bestandteile sich allmählich in dem übrigen Dotter zerstreuen.[1]

Bei sehr vielen Tieren ist jetzt eine Vermehrung der ursprünglich in den Keimschläuchen angelegten Eier durch Teilung nachgewiesen; vielleicht ist dieselbe ein ganz allgemeiner Vorgang. Die Teilung geht sowohl in den allerjüngsten Zuständen des Eies vor sich als auch in weiter ausgebildeten Eiern. Im ersteren Falle ist direkt nur die Teilung des Keimbläschens, nicht aber die des übrigen Zellkörpers beobachtet worden, was sich daraus erklärt, dafs die dasselbe umschliefsende Protoplasmahülle viel zu dünn ist, um die zur Teilung führende Einschnürung deutlich erkennen zu lassen. Eine Teilung reiferer Eier mit körnigem Dotter ist zuerst von MEISSNER[2] für die Eier von Askariden genauer beschrieben, aber von den meisten Beobachtern später bestritten worden[3], bis PFLUEGER auf Grund seiner ganz analogen Beobachtungen über die Eikettenbildung bei Säugetieren für die MEISSNERschen Angaben eintrat. Ob in den fertigen Ovarien der höheren Wirbeltiere aufserhalb der embryonalen Zeit noch eine Vermehrung der Ovula durch Teilung der Follikel statthaben könne, mufs als sehr zweifelhaft bezeichnet werden.[4]

Die Vollendung der so angelegten Eier läuft überall auf die Ausbildung ihrer äufseren Hüllen hinaus, sei es nun, dafs eine von Anfang an präformierte äufsere Membran nur durch sekundäre Auflagerungen verstärkt wird, sei es, dafs eine feste Abgrenzung nach aufsen durch Verdichtung der peripherischen Schicht des Dotterprotoplasmas nachträglich entsteht und allmählich an Mächtigkeit gewinnt. Bei einigen Tieren, wie unten noch genauer zu besprechen ist, lagern sich auf dem weiteren Wege der Eier noch andre accessorische Zuthaten (wie das Albumen, Schalenhaut und Kalkschale des Vogeleies) um die eigentlichen Eihüllen ab.

Diese kurzen Andeutungen mögen zur Rechtfertigung des allgemeinen Ausspruchs, dafs die Oogonese im wesentlichen bei allen Tieren ein identischer Prozefs sei, genügen; eine nähere Erörterung der mannigfachen unwesentlichen Differenzen und des histologischen Details gehört der vergleichenden Anatomie und Histologie an.

---

[1] Vgl. v. WITTICH, *Observ. d. aranearum ex ovo evolut.* Halis 1845. — v. SIEBOLD, *Lehrb. der vergl. Anat.* Berlin 1848. p. 543. — CARUS, *Ztschr. f. wiss. Zool.* 1850. Bd. II. p. 97. — BALBIANI, *Cpt. rend.* 1864. T. LVIII. p. 584 u. 621. — WALDEYER, *Eierstock u. Ei.* etc. p. 75.

[2] G. MEISSNER, *Ztschr. f. wiss. Zool.* 1854. Bd. V. p. 207, 1855. Bd. VI. p. 208.

[3] BISCHOFF, *Widerleg. des v. KEBER bei d. Najaden u. v. NELSON bei den Ascar. beobacht. Eindr. d. Spermatozoiden in d. Ei.* Giefsen 1854, u. *Ztschr. f. wiss. Zool.* 1855. Bd. VI. p. 377. — LEUCKART u. ALLEN THOMPSON, ebenda. 1857. Bd. VIII. p. 425. — O. FUNKE, *Lehrb. d. Physiol.* 4. Aufl. 1866. Bd. II. p. 975.

[4] Vgl. WALDEYER, *Eierstock u. Ei.* etc. p. 45.

§ 165.

Chemische Konstitution des Eies. So unzweifelhaft richtig die Voraussetzung ist, daſs die physiologische Funktion des tierischen Eies, wie die jedes andren tierischen Gebildes, wesentlich auch durch seine chemische Zusammensetzung bedingt und die Verschiedenheit des Entwickelungsresultats bei verschiedenen Tieren teilweise wenigstens in Mischungsdifferenzen begründet ist, so unbefriedigend ist doch noch der Stand unsrer Kenntnisse von der chemischen Konstitution der Eisubstanz. Es sind von den einzelnen Bildungsstoffen der letzteren weder die chemische Natur noch die Mengenverhältnisse sicher erkannt, und was wir wissen, bezieht sich fast ausschlieſslich auf den gelben Dotter einiger Vögel und den Dotter weniger Fisch- und Amphibienarten; in betreff des Säugetiereies sind wir auf spärliche Ergebnisse der mikrochemischen Prüfung angewiesen. Dürfen wir auch die Grundlage der Mischung bei allen Eier als identisch voraussetzen, so existieren doch sicher mehr oder weniger erhebliche qualitative und quantitative Differenzen, welche von dem oben bezeichneten Gesichtspunkt aus das gröſste Interesse verdienen; was aber bis jetzt darüber vorliegt, ist zu physiologischen Schlüssen noch durchaus unbrauchbar.

Im allgemeinen ist so viel festgestellt, daſs der **Dotter** aller Eiern eine Mischung und beziehentlich Lösung folgender Bestandteile ist: Eiweiſsstoffe, Lecithin, Nukleïn, Fette, Cholestearin, Traubenzucker, Farbstoffe und gewisse anorganische Verbindungen. Die übrigen morphologischen Bestandteile der Eier, die Dottermembran mit ihren Auflagerungen, das Keimbläschen und der Keimfleck werden hier auſser acht gelassen werden, da die erstere beim Aufbau des Embryo keine Verwertung findet, die letzteren beiden Elemente wegen der Unmöglichkeit gröſsere Mengen derselben in reinem Zustand zu gewinnen sich überhaupt jeder exakten chemischen Prüfung entziehen.

Was zunächst die Eiweiſskörper betrifft, so enthält der gelbe Dotter ein zweifellos eigenartiges Albuminat, das **Vitellin**. Die chemische Charakteristik desselben beruht, wie leider noch diejenige der Proteïnsubstanzen überhaupt, zumeist auf gewissen Reaktionen, welche es von allen andern Albuminaten mehr oder weniger scharf unterscheiden. Möglichst rein dargestelltes Vitellin gibt an siedenden Alkohol ziemlich beträchtliche Mengen eines Körpers[1] ab, welcher seines groſsen Phosphorgehalts und seiner sonstigen Eigenschaften

---

[1] Vgl. GOBLEY, *Cpt. rend.* 1845. T. XXI. p. 766 u. 988. — HOPPE-SEYLER, *Med. chem. Unters.* II. Hft. Berlin 1867. p. 215. — W. KÜHNE, *Lehrb. d. physiol. Chem.* Leipzig 1868. p. 551. — DIACONOW, in HOPPE-SEYLERs *Med. chem. Unters.* III. Heft. Berlin 1868. p. 405.

halber dem aus der Nervenchemie bekannten Lecithin gleich zu erachten ist, während der Rest nach Entfernung des Lecithins die Beschaffenheit gewöhnlichen koagulierten Eiweifses zeigt. HOPPE-SEYLER glaubt aus diesem Verhalten des Vitellins schliefsen zu dürfen, dafs dasselbe nach dem Typus des Hämoglobins gebaut, d. h. als eine Verbindung eines kolloiden Eiweifskörpers mit einem kristalloiden Stoffe, im vorliegenden Falle dem Lecithin, anzusehen sei.

Um das Vitellin rein zu gewinnen, schüttelt man die zerkleinerten Dotter von Hühnereiern mit wenig Wasser und viel Äther, läfst das Gemenge ruhig stehen und wartet, bis sich auf der Grenze beider Flüssigkeiten die in ihnen unlöslichen Dotterbestandteile in Form eines feinen weifsen Schlamms abgesetzt haben. Letzterer, nach vorsichtigem Abgiefsen des Äthers auf ein Filtrum gebracht und mit destilliertem Wasser ausgewaschen, löst sich leicht in 10prozentiger Kochsalzsolution, fällt aber sofort flockig aus, wenn man diese Lösung in reines oder mit Essigsäure schwach angesäuertes Wasser tropft.[1] Hierin gleicht also die aus dem Dotter isolierte Substanz, das Vitellin, völlig dem Myosin der Muskeln. Während die Myosinkochsalzlösung aber das Myosin ferner noch ausfallen läfst, wenn man sie durch Verreiben mit festem Kochsalz bis zur Sättigung konzentriert, bleibt die Vitellinkochsalzlösung unter diesen Umständen klar, das Vitellin ist daher nicht mit dem Myosin zu identifizieren. Zu warnen ist jedenfalls vor der Anwendung von Untersuchungsmethoden, welche den Eiweifskern des Vitellins anzugreifen und seine normale Beschaffenheit umzuändern vermögen. Nur der Vernachlässigung dieser dringendsten Vorsichtsmafsregel ist es sicherlich zuzuschreiben, wenn namentlich ältere Chemiker die Anschauung vertreten konnten, dafs das Vitellin sich in keinem wesentlichen Punkte sei es von gewöhnlichem Albumin oder von Kasein (Alkalialbuminat) unterscheide.[2]

Dem Vitellin sehr ähnliche Reaktionen gewähren auch die im morphologischen Teile unsrer Darstellung (s. o. p. 490) erwähnten Dotterplättchen der Fische und Amphibien. Ursprünglich ohne haltbaren Grund für Stearintäfelchen erklärt, wurden sie zuerst durch VIRCHOW den Eiweifsverbindungen zugerechnet und von HOPPE-SEYLER und KÜHNE schliefslich als kristallinisch ausgeschiedenes Vitellin angesprochen.[3]

Von dem chemischen Verhalten der Dotterplättchen mag folgendes hervorgehoben werden. Sie lösen sich nicht, wie C. VOGT behauptet hatte, in kochendem Alkohol und Äther, wodurch allein schon ihre Fettnatur widerlegt ist. Salpetersäure färbt sie, besonders beim Erwärmen, gelb, Salzsäure violett, das MILLONsche Reagens intensiv rot. In Äther, verdünnter Essigsäure, verdünnten Alkalien und Mineralsäuren, Chloroform, Glycerin u. s. w. quellen sie rasch bis zum doppelten, selbst dreifachen Volumen auf, indem sie sich vorzugsweise nur in einem Durchmesser vergröfsern. Dabei werden sie blafs, erhalten aber auf ihrer Oberfläche eine zierliche Zeichnung von parallelen Querstreifen oder sternförmigen Figuren. Bei längerer Einwirkung der letzterwähnten

---

[1] DENIS, *Mémoire sur le sang* etc. Paris 1859. p. 185. — HOPPE-SEYLER, a. a. O. — W. KÜHNE, a. a. O.

[2] Vgl. LEHMANN, *Lehrb. d. physiol. Chem.* 2. Aufl. 1853. Bd. I. p. 352. — O. FUNKE, *Lehrb. d. Physiol.* 4. Aufl. 1866. Bd. II. p. 977.

[3] R. VIRCHOW, *Ztschr. f. wiss. Zool.* 1853. Bd. IV. p. 236. — HOPPE-SEYLER, *Med. chem. Untersuch.* Heft II. Berlin 1867. p. 217. — W. KÜHNE, *Lehrb. d. physiol. Chem.* Leipzig 1868. p. 552. — TOLMATSCHEFF in HOPPE-SEYLERs *Med. chem. Unters.* Heft II. Berlin 1867. p. 292.

Agenzien zerfallen die Plättchen indessen schliefslich, wobei sie sich zuerst den auf ihrer Oberfläche zum Vorschein gekommenen Linien entlang spalten. Setzt man zu den durch Essigsäure aufgequellten Plättchen Kochsalzlösung oder Kaliumeisencyanür, so schrumpfen sie wieder zusammen und erhalten ihre alte Form, ihren Glanz und ihre Konturen zurück. Man erkennt leicht, dafs die zuerst aufgeführten Farbenreaktionen die nämlichen sind, welche alle Eiweifssubstanzen unter den gleichen Umständen zeigen, während die Quellungserscheinungen auf das durch sein Quellungsvermögen ausgezeichnete Lecithin hinweisen. Endlich spricht für die Anwesenheit des letzteren Körpers auch noch der von Frémy und Valenciennes aufgefundene grofse Phosphorgehalt der Dotterplättchen. Vollkommen identisch scheint die Substanz derselben nun freilich bei den verschiedenen Tierarten nicht zu sein, wie sich aus den von Valenciennes und Frémy[1] mitgeteilten Reaktionsdifferenzen ergibt. Die Substanz der Dotterplättchen der Frösche und Knorpelfische bezeichnen sie als Ichthin. Das Ichthin ist in Wasser, Alkohol und Äther unlöslich, löslich in konzentrierten Mineralsäuren (auch Salpetersäure), in Salzsäure ohne violette Färbung, löslich endlich in Essigsäure. Für verschieden von dem Ichthin halten sie die Substanz der Dotterplättchen der Knochenfische (freilich nur nach Untersuchungen an unreifen Karpfeneiern), das Ichthidin, weil dasselbe im Gegensatz zum Ichthin sich in Wasser löst, ein Merkmal, welches übrigens dem Ichthidin der vollkommen reifen Eier wieder verloren geht. Aufserdem unterscheiden sie noch eine zuweilen in den Eiern der Schildkröten vorkommende Substanz, welche in Essigsäure nur aufquillt, als Emydin. Die von ihnen angegebenen Eigenschaften und Reaktionen der genannten Stoffe reichen nicht entfernt zu einer chemischen Charakteristik aus.

Das Lecithin, welches wir soeben als ein mutmafsliches Spaltprodukt des Vitellins kennen lernten, findet sich aufserdem auch, wie es scheint, frei gelöst im Dotter des Hühnereies vor. Denn schon Gobley hatte unter diesem Namen eine aus dem ätherischen Dotterauszug zu gewinnende stickstoff- und phosphorhaltige Substanz beschrieben, welche bei ihrer Zersetzung Ölsäure, Margarinsäure und Glycerinphosphorsäure lieferte, und W. Kühne berichtet, dafs das ätherische Dotterextrakt bei Abkühlung unter 0° ein schneeweifses Pulver absetze, welches sich in Alkohol von 40—50° C. leicht löse, beim Erkalten desselben in feinen Nadeln kristallinisch ausscheide, in Wasser aufquelle, stickstoffhaltig sei und beim Verbrennen geschmolzene Phosphorsäure hinterlasse. Diese Reaktionen kommen aber sämtlich auch dem Lecithin zu.[2]

Die Zusammensetzung des Nukleïns ist gänzlich dunkel. Es ist ein stickstoff- und phosphorsäurereicher Körper, welcher nach Miescher regelmäfsig mit dem Vitellin zusammen gewonnen wird und dessen Reindarstellung verhindert. Will man das Nukleïn isolieren, so hat man dem Vitellin zunächst seinen Lecithingehalt durch Auskochen mit Alkohol zu entziehen und den koagulierten Eiweifsrest der Pepsinverdauung zu unterwerfen. Es bleibt dann ein

---

[1] Valenciennes et Frémy, *Journ. de chim. et de pharm.* 1854. III. Sér. T. XXVI. p. 5, 231 u. 415. — Vergl. aufserdem die früher citierten Arb. von Radlkofer u. Filippi, *Ztschr. f. wiss. Zool.* 1858. Bd. IX. p. 529, u. 1859. Bd. X. p. 15.

[2] Vgl. Gobley, a. a. O., u. *Journ. de pharmac.* III. Sér. 1846. T. IX. p. 6. — W. Kühne, *Lehrb. der physiol. Chem.* Leipzig 1868. p. 550. — Diaconow, in Hoppe-Seylers *med. chem. Unters.* Heft II. Berlin 1867. p. 221.

aus scholligen und körnigen Massen bestehender Bodensatz, das Nukleïn MIESCHERS, übrig, welches, in verdünnten Alkalien leicht löslich, aus diesen Lösungen durch Ansäuern wieder ausgefällt werden kann und hierin sowie auch durch seine Unverdaulichkeit der von MIESCHER nach entsprechenden Methoden isolierten Kernsubstanz der Eiterkörperchen völlig gleicht. Das Nukleïn des Hühnereidotters soll hauptsächlich an die kernähnlichen Gebilde der weifsen Dotterkugeln (s. o. p. 488) gebunden sein und 1 bis 1,5 % der ganzen Dottermasse ausmachen.[1]

Die Eisubstanz ist reich an Fetten; der gelbe Dotter des Vogeleies enthält nach GOBLEY etwa 21 % gewöhnliche Fette, Elaïn und Palmitin, und neben denselben auch noch einen fettähnlichen Stoff, das Cholestearin, nach PARKE[2] bis zu 1,750% des Gesamtdotters. Endlich sind im Vogeldotter konstant geringe Mengen Traubenzucker, zwei in Alkohol lösliche Farbstoffe, ein roter eisenhaltiger und ein gelber eisenfreier (Hämatoidin nach STAEDELER[3]), und etwa 1,5% Mineralbestandteile nachgewiesen worden.

Im allgemeinen stellt sich also heraus, dafs die Dottermasse der Hühnereier aus einer Mischung solcher Stoffe besteht, welche entweder direkt, wie z. B. das Lecithin und Nukleïn, zum Aufbau der Nerven- und Kernsubstanz, oder doch wenigstens indirekt nach entsprechender molekularer Umgestaltung, wie die Eiweifskörper, Fette, Kohlenhydrate und anorganischen Salze, zur Gewebsbildung verwertet werden können. Bringt man hierzu noch die beträchtlichen Quantitäten von Albumin und Kalk in Anschlag, welche dem Produkte des Ovarium, dem eigentlichen Ei, von seiten des Eileiters in den beiden äufseren Eischalen mitgegeben sind, so ist klar, dafs an dem chemischen Rüstzeug des aus dem Tierkörper hervorgetretenen Vogeleies nichts fehlt, um den Aufbau eines neuen Individuums zu ermöglichen. So wichtig diese Erkenntnis ist, so wenig erschöpfend ist damit freilich die der Zoochemie zustehende Aufgabe gelöst. Die in der Eimischung gelegenen Momente, welche dieselbe zu der gleichzeitigen Entwickelung so vieler verschiedenartiger Gewebstypen befähigen, sind gänzlich dunkel und gewinnen dadurch nicht an Klarheit, dafs wir nicht einmal mit Bestimmtheit sagen können, inwieweit die spärlichen Data, welche zunächst am Hühnerdotter gewonnen sind, auf den Eiinhalt der übrigen Tierklassen, speziell des Säugetiereies, übertragen werden dürfen. Die wenigen vergleichenden Untersuchungen, welche bis jetzt vorliegen, lassen die Eier der Säugetiere, von welchen gröfsere Quantitäten überhaupt kaum jemals zur Verfügung stehen dürften,

---

[1] MIESCHER, in HOPPE-SEYLERS *Med. chem. Unters.* Heft IV. Berlin 1871. p. 441 u. 502.
[2] PARKE, in HOPPE-SEYLERS *Med. chem. Unters.* Heft II. Berlin 1867. p. 212.
[3] STAEDELER, MOLESCHOTTS *Unters. z. Naturl.* 1870. Bd. X. p. 454.

so gut wie ganz unberührt, und bezüglich andrer Eiarten ist nur von Gobley auf die grofse chemische Übereinstimmung aufmerksam gemacht worden, welche nach ihm zwischen Vogeldotter und Karpfendotter besteht, durch Diaconow ferner bekannt, dafs in dem ätherischen und alkoholischen Extrakt der Störeier ebenso wie in demjenigen des Hühnerdotters phosphorhaltige Körper aufgelöst sind, deren sonstiges Verhalten für das Vorhandensein von Lecithin sprechen würde.

WEIBLICHE ZEUGUNGSEINRICHTUNGEN.

§ 166.

Die einfache Bereitung des als Ei bezeichneten Keimstoffs ist bei der Mehrzahl der Tiere nicht das einzige Geschäft, welches bei der Teilung der Zeugungsarbeiten auf je zwei Individuen dem weiblichen zugefallen ist. Nur unter den einfachsten Verhältnissen bei niederen Tieren, deren Geschlechtsstoffe ohne besondere Thätigkeit der sie produzierenden Individuen in der Aufsenwelt zusammenkommen und ohne Zuthun der Eltern ihre physiologische Rolle bis zu Ende spielen, ist die Aufgabe des Weibchens auf die Eisekretion reduziert und dementsprechend die Gegenwart der weiblichen Keimdrüsen die einzige Geschlechtseigentümlichkeit, die einzige Zeugungseinrichtung. Nicht so bei höheren Tieren. Es kann auch hier nicht unsre Aufgabe sein, die ganze Tierreihe Revue passieren zu lassen, bei jeder Klasse und Gattung Art und Umfang der Zeugungsgeschäfte und die ihnen angepafsten Organisationsverhältnisse aufzusuchen. Im allgemeinen beziehen sich die weiblichen Geschäfte hauptsächlich auf die Ernährung und Pflege der produzierten Eier und der daraus hervorgegangenen Jungen. In ganz besonders hohem Grade ist diese Aufgabe den weiblichen Individuen der Menschen und der Säugetiere, die uns spezieller interessieren, zu teil geworden. Wäre bei diesen die Fortpflanzungsthätigkeit auf die verhältnismäfsig spärliche Produktion der kleinen Eier beschränkt, so käme die dadurch verursachte Ausgabe und Beschäftigung des individuellen Haushalts kaum in Betracht, wäre z. B. verschwindend klein der eines Huhns oder gar einer Bienenkönigin gegenüber. Dafür sehen wir aber bei Menschen und Säugetieren die kleine Hauptarbeit der Eibereitung durch so umfangreiche kostspielige Nebenarbeiten kompliziert, dafs in summa die Belastung der weiblichen Individuen eine sehr erhebliche wird. Wie schon andeutungsweise erwähnt wurde, beruhen diese Zugaben auf der Materiallieferung für das kleine Ei bis zur vollendeten Entwickelung des Embryo innerhalb des Mutterkörpers und auf der Ernährung des vollendeten Individuums eine geraume Zeit lang nach der Geburt; wir durften

daher bei der Schätzung der Produktivitätsgröſse des Menschen und der Säugetiere nicht das Gewicht der jährlich gelieferten Eier zu Grunde legen, sondern das Gewicht der aus denselben entwickelten Jungen, und müssen eigentlich noch die ganze Summe der zur Forternährung derselben nach der Geburt gelieferten Milch hinzu addieren, wenn wir den wahren vergleichsfähigen Wert erhalten wollen. Der Umfang der Zeugungsausgaben für je ein Junges ist demnach bei den Säugetieren noch gröſser als bei den Vögeln, indem der mütterliche Organismus bei letzteren nur bis zur Vollendung der embryonalen Entwickelung das Material liefert, bei ersteren noch nach der Geburt die Ernährungszufuhr zu schaffen hat. Grundverschieden ist die Art und Weise, in welcher ein Säugetier- und ein Vogelorganismus jenes Entwickelungsmaterial verausgabt. Bei dem Vogel ist es die Keimdrüse, welche mit dem Ei zugleich seinen Proviant als gelben Dotter sezerniert, und teilweise der Eileiter, welcher in Form des sogenannten Albumins dem Ei noch ein Vorratsmaterial mit auf den Weg gibt. Bei den Säugetieren dagegen liefert die Keimdrüse selbst nur einen verschwindend kleinen Teil des Baumaterials, nur ein Fundament, welches durch seine spezifische Konstitution als Eizelle lediglich die Richtung festlegt, in welcher sich der spätere zum gröſsten Teil mit anderweitig beschafftem Material ausgeführte Ausbau vollzieht. Es ist auch nicht der eigentliche Eileiter, welcher mit dieser nachträglichen Materialvermittelung betraut ist, sondern ein besonderes Organ, der **Uterus**, welcher zwar morphologisch nichts Andres als ein Teil des Ovidukts ist, aber eben ein besonders entwickelter und besonders eingerichteter Teil. Die Umwandlung eines Teils der Eileiter zum Uterus ist demnach eine wichtige Geschlechtseigentümlichkeit des Menschen und der Säugetiere; die Organisation des Uterus finden wir völlig seiner Aufgabe angepaſst, das mächtig wachsende Eichen sicher zu beherbergen, durch ein halb aus Uterinteilen halb aus Eiteilen sich anlegendes (oder auch präformiertes) Vermittelungsorgan, die sogenannte Placenta, mit der ganzen zur Vollentwickelung des Embryo erforderlichen Materialmasse zu versorgen und endlich heraus an die Auſsenwelt zu befördern. Die dicke Wandung des Uterus besteht hauptsächlich aus glatter Muskulatur, welche, in Schichten von verschiedener Verlaufsrichtung zerlegbar, am äuſseren Ausgang, dem Muttermund, einen ringförmigen Sphinkter bildet, seine innere Oberfläche überzieht eine eigentümliche Schleimhaut, eigentümlich durch den Besitz der von E. H. WEBER[1] entdeckten schlauchförmigen

[1] Die Entdeckung der Uterindrüsen gebührt, wie einigen abweichenden Behauptungen gegenüber urgiert werden mag, unstreitig E. H. WEBER. Sie wurden von ihm und ED. WEBER zuerst 1829 in der *tunica decidua* eines 7 Tage vor dem Tode geschwängerten Mädchens gesehen, ursprünglich für Zotten gehalten, später aber von E. H. WEBER als Drüsenschläuche erkannt. Vgl. ED. WEBER *Disquis. anat. uteri et ovariorum puellae septimo a conceptione die defunctae.* Dissert. Halis 1830. — E. H. WEBER. *Zusätze z. Lehre v. Baue und d. Verricht. d. Geschlechtsorgane.* Leipzig 1846. (Abd. aus den Abhdl. der Fürstl. JABLONOWSKIschen Gesellschaft.) Später wurden die Uterindrüsen auch von SHARPEY, GOODSIR und BISCHOFF beschrieben.

Drüsen, der Uterindrüsen, welche dicht nebeneinander die Schleimhaut senkrecht durchsetzen, ihre offenen Mündungen der Höhlung, ihre blinden Enden der Muskelwand des Uterus zukehren, von einem dichten Blutgefäfsnetz umsponnen und, wie alle Drüsen, von einem Epithel ausgekleidet sind. Auch die Muskelhaut des Uterus ist mit Blutgefäfsen überreich versorgt, die zuführenden Arterien zeigen ein ähnliches Verhalten wie in den Schwellkörpern der Begattungsorgane, betreten den Uterus mit zahlreichen dicht nebeneinander laufenden, spiralig gedrehten Zweigen. Auf das Verhalten der Blutgefäfse im nichtschwangeren Uterus, die Ähnlichkeit der Einrichtung seiner Wände mit echten erektilen Schwellkörpern, und die Fähigkeit des Uterus infolge von Blutstauung in seinen Wänden in einen erektionsartigen Zustand zu geraten, hat namentlich ROUGET[1] aufmerksam gemacht. Wir kommen auf die interessanten Anschauungen, welche ROUGET über den Zweck dieser Erektion und ihren Zusammenhang mit gewissen wesentlichen Erscheinungen des weiblichen Geschlechtslebens ausgesprochen hat, alsbald zurück.

Die genannte Verpflichtung des mütterlichen Säugetiers, das geborene Junge in den ersten Perioden des selbständigen Lebens fortzuernähren, bedingt eine weitere Geschlechtseigentümlichkeit, die Gegenwart besonderer Drüsen, der sogenannten Milchdrüsen, welche jene Nahrungsmischung, die Milch, sezernieren, und deren Ausführungsgänge durch ihre Endigung in der Brustwarze für die Aufnahme ihres Sekrets in den Darmkanal des Neugeborenen passend eingerichtet sind.

Eine dritte Geschlechtseigentümlichkeit stellen die weiblichen Begattungsorgane, Vulva und Vagina, dar. Durch die Entwickelung des Eies im Uterus war die Einfuhr des befruchtenden männlichen Keimstoffs in den weiblichen Geschlechtsapparat notwendig gemacht; wir werden später sehen, dafs der Same in der Regel dem Ei bis zu seiner Bildungsstätte, dem Ovarium, entgegengeführt wird, so dafs die Begegnung beider entweder auf dem Ovarium oder im Anfang der Eileiter unmittelbar nach dem Austritt des Eichens aus seinem Follikel stattfindet. Die aktive Rolle bei dieser Einfuhr des Samens ist den männlichen Individuen zuerteilt, und sind dieselben mit zweckentsprechenden Apparaten versehen worden. Dieselben Teile, welche sich im männlichen Organismus zu aktiven Begattungsorganen entwickeln, gestalten sich durch Entwickelungsmodifikationen im weiblichen zu einem Teil der passiven Begattungsorgane. Die Scheide, welche das unterste verschmolzene Ende der beiderseitigen Eileiter darstellt, ist passend geformt und eingerichtet zur Aufnahme des männlichen Penis, sie zeichnet sich durch reihenweise hintereinander gestellte Querfalten aus, welche einesteils zur Vermehrung der sensiblen Reizung des eingeführten

---

[1] ROUGET, *Journ. de la physiol.* 1858. T. I. p. 320, 479, 735.

und an ihnen geriebenen Penis dienen, andrenteils eine beträchtlichere Ausdehnung der Scheide bei dem Durchtritt des reifen Embryo nach aufsen möglich machen; sie besitzt Drüsen, deren schleimiges Sekret ihre Wände schlüpfrig macht, um die Einführung des Penis zu erleichtern. Am Eingang der Scheide befindet sich die sogenannte Klitoris mit ihren kavernösen Körpern, das Analogon des männlichen Penis, ein eigentümliches erektiles Organ, dessen Bau bei der Betrachtung des Penis zur Sprache kommen wird, und dessen Bestimmung es ist, bei der Begattung durch seine erregten sensibeln Nerven auf reflektorischem Wege gewisse zweckmäfsige Bewegungen hervorzurufen.

In gleicher Weise sind alle übrigen Geschlechtseigentümlichkeiten der weiblichen Säugetiere von vorn herein als durch die Geschlechtsfunktion bedingt zu betrachten. Es gehört hierher die aus der Anatomie bekannte abweichende Gestaltung des weiblichen Beckens, dessen einzelne Differenzen sich aus seiner Bestimmung, dem schwangeren Uterus eine geeignete Unterlage zu bieten, einen festen, passend geformten Kanal für den Durchgang der reifen Frucht zu bilden, leicht erklären lassen. Schwieriger und teilweise unmöglich ist es, die mannigfachen, wenn auch unbedeutenden Verschiedenheiten der Prozesse des Stoffwechsels, ihrer Grundlagen, Erscheinungen und Produkte, welche den weiblichen Organismus vom männlichen unterscheiden, in einen bestimmten direkten Zusammenhang mit den Zeugungsfunktionen zu bringen. Es gehören hierher die Abweichungen der Zusammensetzung des Bluts, welches wasserreicher ist, die Modifikationen mancher Se- und Exkretionen, die Verschiedenheiten in der Verwendung des Ernährungsmaterials, insofern bei den Frauen die Ernährung der Bewegungsorgane zurücktritt, dagegen eine bei weitem reichlichere Ablagerung von Fettgewebe als bei den Männern stattfindet u. s. w. Der physiologische Zusammenhang dieser Eigentümlichkeiten mit der Geschlechtsthätigkeit ist vorläufig noch gänzlich dunkel und wird auch nicht durch die Annahme einer an und für sich ganz unverständlichen Einwirkung trophisch-nervöser Einflüsse begreiflicher.

VOM WEIBLICHEN GESCHLECHTSLEBEN.

§ 167.

Allgemeines. Nachdem wir die Merkmale des weiblichen Geschlechts, die Organisationsverhältnisse des weiblichen Körpers kennen gelernt haben, wenden wir uns zur Betrachtung des weiblichen Geschlechtslebens, d. h. aller derjenigen Vorgänge im

Organismus, welche sich auf den Besitz des weiblichen Zeugungsfaktors, des Eies, als ursächliches Moment zurückführen lassen, mit andern Worten, der als Äufserungen der weiblichen Geschlechtsthätigkeit erweisbaren Erscheinungen des individuellen Lebens, oder auch kurz bezeichnet, der Physiologie der weiblichen Geschlechtsorgane. Wir müssen jedoch vorausschicken, dafs wir nur einen Teil dieser Aufgabe hier lösen können, indem wir nur die Vorgänge des „selbständigen" weiblichen Geschlechtslebens, nicht diejenigen, welche nach der befruchtenden Begegnung von Samen und Ei mit der Entwickelung des letzteren in ursächlichem Zusammenhange stehen, erörtern. Die Erläuterung der letzteren, die Physiologie der Schwangerschaft, ist aus begreiflichen Gründen von der Darstellung der Eientwickelung unzertrennlich. Bei allen Tieren, bei welchen die Entwickelung des befruchteten Eies aufserhalb des mütterlichen Organismus vor sich geht, fällt natürlich dieser besondere Teil des Geschlechtslebens gänzlich hinweg, beschränkt sich dasselbe auf die im folgenden zu betrachtenden, vom männlichen Geschlechtsleben unabhängigen Vorgänge. Auch hier engen wir die spezielle Betrachtung auf Mensch und Säugetiere ein und werfen auf die übrige Tierreihe nur vergleichende Blicke zur Bestätigung gewisser Grundgesetze, zur Bekräftigung für gewisse Theorien.

Das Geschlechtsleben des menschlichen Weibes hat engere Grenzen als das individuelle Leben, es beginnt erst längere Zeit nach der Geburt in einem ziemlich bestimmten Lebensjahre und endet ebenfalls in einem bestimmten Lebensjahre lange vor dem Zeitpunkt, in welchem das individuelle Leben bei normalen Ablauf zum Stillstand kommt. Obwohl die Keimdrüsen bereits in frühen Embryonalperioden angelegt, und obwohl zur Zeit der Geburt nicht allein zahlreiche, sondern auch zwar kleine aber immerhin schon in allen Teilen entwickelte Follikel mit ausgebildeten Eiern vorhanden sind, so bleibt doch noch eine geraume Zeit hindurch, bis zum 14. oder 17. Lebensjahre etwa, jede Erscheinung des Geschlechtslebens aus, die Erfüllung der physiologischen Bestimmung der Keime unmöglich. Es verharren die Eier während dieser Zeit im unreifen Zustand, eingeschlossen in ihre Follikel, also gegen die Befruchtung vollkommen abgesperrt, alle übrigen oben genannten Geschlechtsorgane verbleiben in gleicher Weise in den Zuständen embryonaler Unvollkommenheit, in welchen sie zur Zeit der Geburt sich befinden, in welchen sie funktionsunfähig sind; es fehlt dem ganzen Körper das geschlechtliche Gepräge. Erst in dem genannten Lebensalter tritt die Geschlechtsreife, Pubertät ein. Rasch erhalten alle Teile des Geschlechtsapparats, alle Geschlechtseigentümlichkeiten ihre volle Ausbildung, so dafs erstere zur Ausführung ihrer Leistungen fähig werden und dieselben, so weit sie dem selbständigen Geschlechtsleben angehören, auch wirklich ausführen. In den Keimdrüsen selbst beginnt von jetzt an die eigentliche Sekretionsthätigkeit, durch welche die Eichen

vollständig gereift, die reifen in bestimmten regelmäfsigen Intervallen unter gewissen eigentümlichen Erscheinungen aus den berstenden Follikeln befreit und in die Eileiter aufgenommen, an der Stelle der ausgeschiedenen andere noch vorrätige unreife im Stroma der Ovarien herangebildet werden. Diese selbständig gelösten Eichen sind es, wie wir sehen werden, welche das Endziel aller Zeugungsthätigkeiten erreichen, sich in Folge der Vermengung mit dem Samen, den eine Begattung ihnen innerhalb der Leitungsapparate entgegenführt, zu neuen Individuen entwickeln. Diese periodische Thätigkeit der Keimdrüsen ist die wesentliche Erscheinung des weiblichen Geschlechtslebens, mit ihrer Unterbrechung, mit dem Einstellen der periodischen Reifung und Lösung der Eichen schliefst das Geschlechtsleben notwendigerweise ab. Dieser Abschlufs erfolgt in der Regel im 49. oder 50. Lebensjahre, von da an erlischt die Konzeptionsfähigkeit des Weibes, das Leben reduziert sich auf die Prozesse von rein individueller Bedeutung. Freilich gehen mit dem Stillstand des Geschlechtslebens nicht alle Geschlechtseigentümlichkeiten und Geschlechtsapparate zu Grunde, einige bestehen in unveränderter Weise fort, andre verkümmern nur teilweise; es bleibt die weibliche Körperform, das Becken behält seinen geschlechtlichen Habitus, Uterus, Scheide und äufsere Genitalien werden forternährt, die Milchdrüsen bleiben oder verkümmern nur durch allmählich sinkende Ernährungsintensität, wie die übrigen Organe des Körpers im höheren Alter, allein alle sind nach dem Erlöschen der Eiproduktion nutzlos, aufser Dienst gesetzt, wie die Räder der Uhr nach dem Ablauf der Feder, und vegetieren nur fort mit Hilfe der Zuschüsse, welche sie aus dem individuellen Haushalt beziehen. Die Ursachen dieser Einengung des Geschlechtslebens lassen sich ebenso auf ökonomische Verhältnisse zurückführen, wie die Differenzen der Fruchtbarkeit. Wenn wir bedenken, dafs die Zeugungsausgaben als ein Überschufs des individuellen Haushaltsmaterials zu betrachten sind, wenn wir ferner bedenken, dafs erstens eben diese Ausgaben bei Menschen und Säugetieren, sobald die Eier zu ihrer vollendeten Entwickelung gelangen, sehr beträchtlich sind, zweitens aber die Bilanz des Haushalts infolge der mannigfachen kostspieligen Funktionen des individuellen Lebens bei den höchsten Tieren ziemlich ungünstig ausfällt, so kann es uns nicht wunder nehmen, dafs eine Erübrigung dieser Ausgaben nur in demjenigen Zeitraum des Lebens möglich ist, in welchem die Einnahmen am gröfsten, die Ansprüche des Organismus am geringsten sind. Das Geschlechtsleben beginnt mit der Vollendung des Wachstums und endigt mit dem Eintritt des hohen Alters. So lange der Organismus wächst, ist sein Bedarf an Ernährungsmaterial so beträchtlich, dafs alle Zufuhr, die nur bis zu gewissen Grenzen gesteigert werden kann, zu seinem Ausbau verbraucht wird und für die Bildung der Geschlechtsstoffe, die für die individuelle Existenz völlig entbehrlich sind, nichts übrig bleibt.

Dieser Überschuſs ergibt sich von selbst, wenn, ohne daſs eine entsprechende Verringerung der Zufuhr eintritt, durch die Vollendung des Wachstums der individuelle Aufwand auf die Unterhaltung der bestehenden Organe und Gewebe und den Ersatz ihrer durch die Thätigkeit bedingten Verluste eingeschränkt ist. Im späteren Alter, wenn der Organismus zu verfallen beginnt, und mit diesem Verfall wahrscheinlich ebensowohl eine Verminderung der Einnahmen, als eine Erlahmung der bildenden Thätigkeit, d. h. ein Nachlassen der Kräfte, welche das eingenommene Material zu Geweben und Säften umgestalten, eintritt, sind es begreiflicherweise die Luxusausgaben der Zeugung, welche zuerst eingestellt werden. Wenn wir bei dem Manne die Produktion des Geschlechtsstoffs weit länger als bei der Frau, selbst bis zum natürlichen Tode, fortdauern sehen, so liegt darin kein Widerspruch gegen die eben besprochene Auffassung, da die Quantität der Zeugungsausgaben bei dem Manne bei weitem geringer ist, so daſs sie dem individuellen Aufwand gegenüber kaum in Betracht kommt. Übrigens sinkt auch bei dem Manne die Samensekretion in späteren Jahren auf ein Minimum herab.

Wir betrachten nun im folgenden spezieller die angedeuteten Erscheinungen des Geschlechtslebens von seinem Anfang bis zu seinem Ende.

§ 168.

Eintritt der Geschlechtsreife. Wie schon angedeutet, geht dem Eintritt der vollendeten Geschlechtsreife, welcher sich durch die erste Reifung und Lösung eines Eichens aus seinem Follikel kund gibt, die schnelle Entwickelung der äuſseren Geschlechtseigentümlichkeiten voraus. Während im kindlichen Alter der allgemeine Habitus des Körpers bei Knaben und Mädchen fast völlig gleich ist, bei beiden das schnelle Wachstum einen schlanken, mageren Gliederbau mit eckigen Formen hervorbringt, wendet sich nach Beendigung des schnellen Wachstums die bildende Thätigkeit speziell auf die Ausprägung des geschlechtlichen Habitus. Es entwickeln sich die weichen, runden Formen des weiblichen Körpers; während beim Manne die hervorragende Ausbildung der aktiven und passiven Bewegungsorgane, Muskeln und Knochen, die markierten eckigen Umrisse der Glieder bedingt, verdankt der weibliche Körper die Weichheit und Rundung seiner Formen nicht allein der relativ geringeren Ausbildung der Bewegungswerkzeuge, sondern auch der reichlichen Polsterung des Unterhautgewebes mit Fett, welche in besonderem Grade an einzelnen Körperregionen, Gesäſs, Oberschenkel, Brust hervortritt. Die Umwandlung der ursprünglich flachen Brustwarzengegend zum gewölbten Busen beruht teilweise

auch auf dieser Fettpolsterung, teilweise auf der Ausbildung der vorher nur der Anlage nach vorhandenen Milchdrüsen. Die typischen relativen Gröſsenverhältnisse der einzelnen Körperabteilungen, welche das entwickelte Weib dem Manne gegenüber charakterisieren, fangen jetzt an schärfer hervorzutreten. Wir erinnern an den bei der Frau beträchtlichen Umfang des Rumpfs den Extremitäten gegenüber, an das Überwiegen der Becken- und Unterleibspartie des Rumpfs gegen den Thorax, an die gröſsere Breite in der Hüftengegend, das beträchtliche Vorspringen der Hüften, die eigentümliche Gestaltung des Beckens überhaupt, an die abweichende Form des knöchernen Thorax, Verhältnisse, deren genauere Darlegung wir wohl der Anatomie überlassen dürfen. Endlich zeigt sich auch in den eigentlichen Geschlechtsorganen die erhöhte Bildungsthätigkeit, durch welche sie schnell aus ihrem unvollkommenen Entwickelungszustand zur vollendeten leistungsfähigen Beschaffenheit heranreifen; äuſserlich verrät sich dieser Vorgang in der Vergröſserung und Schwellung der Schamlippen, in dem Hervorsprieſsen der Schamhaare auf dem *mons Veneris*. Endlich, wenn alle diese vorbereitenden Umwandlungen beendet sind, der Geschlechtshabitus in allen seinen Einzelheiten hergestellt ist, zeigt sich als Signal der vollendeten Geschlechtsreife, des beginnenden Geschlechtslebens, der erste Blutabgang aus den Genitalien, die erste Menstruation, die selbst wiederum nur ein unwesentliches äuſseres Zeichen der im Ovarium sich vollziehenden Eireifung ist. Von jetzt ab ist das Weib zur Ausführung der Zeugungsarbeiten befähigt und bleibt es, bis das im späteren Lebensalter erfolgende Erlöschen der Menstruation den Stillstand der Eiproduktion in den Keimdrüsen und damit den geschlechtlichen Tod kund gibt.

Das Lebensalter, in welchem die erste Menstruation den Beginn des Geschlechtslebens anzeigt, schwankt innerhalb gewisser Grenzen; diese Schwankungen hängen teils von nicht näher bestimmbaren individuellen Verhältnissen ab, teils werden sie durch gewisse äuſsere Verhältnisse gesetzmäſsig bedingt.[1] Es hat sich herausgestellt, daſs das Klima den wichtigsten Einfluſs übt, in heiſsen Klimaten tritt die Menstruation am frühesten ein, am spätesten in kalten Zonen. So werden die ostindischen Mädchen und die Araberinnen in der Regel schon im 12., mitunter aber auch schon im 10., selbst 8. Lebensjahre menstruiert, während bei uns im mittel das 15. oder 16. Lebensjahr, in nördlichen Ländern erst das 18. bis 21. Lebensjahr die Zeit der ersten Menstruation ist.

---

[1] Die ausführlichsten statist. Angaben über den ersten Beginn der Menstruation finden sich bei ROBERTSON, *Edinburgh med. and surg. Journ.* Oct. 1832, Juli 1842 u. 1845, u. bei RACIBORSKI, *De la puberté et l'age critique chez la femme.* Paris 1843. — Vgl. ferner ED. KRIEGER, *Die Menstruation.* Berlin 1869.

Einige Belege für diese Verhältnisse gibt folgende Tabelle RACIBORSKIS:

Ort:	Geograph. Breite.	Mittlere Temperatur	Durchschnittsalter bei der ersten Menstruation
Marseille	43 ° 18 ′	+ 14,1 ° C.	13,011
Lyon	46 °	+ 11,6 ° „	14,492
Warschau . . .	52 ° 13 ′	+ 7,5 ° „	15,083
Manchester . .	53 ° 29 ′	+ 8,7 ° „	15,191
Stockholm . . .	59 °	+ 5,7 ° „	15,590
Lappland . . .	65 °	+ 4,0 ° „	18.

Die Abhängigkeit der Geschlechtsreife von dem Klima läfst ich nicht einfach aus einem unmittelbaren Einflufs der verschieden ohen mittleren Temperatur erklären, sondern wir haben uns vorustellen, dafs die klimatischen übrigens unbestimmbaren Einvirkungen allmählich Veränderungen in der Gesamtkonstitution des Organismus hervorgerufen haben, von welchen unter andrem auch lie frühere oder spätere Geschlechtsreife abhängt. Dies geht unweideutig aus der Thatsache hervor, dafs die den südlichen Frauen igne zeitige Geschlechtsreife sich als Rasseeigentümlichkeit auch n kälteren Klimaten erhält. So sehen wir überall, selbst im ohen Norden, bei den jüdischen Mädchen die Menses frühe, neist schon im 13. Jahre, eintreten; es zeigt sich in dieser Beiehung keine Akklimatisation, trotz der über viele Geschlechter urückreichenden Dauer der Einbürgerung. Das aufserordentlich rühe Auftreten der Menstruation bei den Indianerinnen erklärt ich nach ROBERTSONS Beobachtungen nur teilweise aus den klimatischen Verhältnissen, teilweise aus der Volkssitte, die Mädchen bereits im 9. Jahre, also lange vor der vollendeten geschlechtlichen Ausbildung, zu verheiraten. Die vorzeitigen sexuellen Reizungen bedingen hier den verfrühten Eintritt der Pubertät und im Zusammenhang damit, dafs die Indianerinnen zum Teil schon im 10. Lebensjahre Mütter werden, während bei den Negerinnen, obwohl sie in nicht minder heifsem Klima leben, die Menses durchschnittlich in etwas späterem Alter erscheinen.

Nach ROBERTSONS Beobachtungen gebaren von 65 Indianerinnen zum ersten mal:

im 10. Lebensjahre	1
„ 11. „	4
„ 12. „	11
„ 13. „	11
„ 14. „	18
„ 15. „	12
„ 16. „	7
„ 17. „	1

Über den ersten Eintritt der Menstruation ergeben die Beobach desselben Autors an 2169 Engländerinnen und 82 Indianerinnen fo Zahlen:

im 8.	Lebensjahre	—	Engländ.	1	Indian.
„ 9.	„	14	„	5	„
„ 10.	„	55	„	9	„
„ 11.	„	77	„	16	„
„ 12.	„	142	„	27	„
„ 13.	„	263	„	9	„
„ 14.	„	369	„	8	„
„ 15.	„	417	„	7	„
„ 16.	„	340	„		
„ 17.	„	215	„		
„ 18.	„	138	„		
„ 19.	„	65	„		
„ 20.	„	33	„		
„ 21.	„	9	„		
„ 22.	„	4	„		
„ 23.	„	1	„		

Weit gröſser als die durch das Klima bedingten Abweich der mittleren Zeit des Pubertätseintritts sind die individ Schwankungen.

So kommt es bei uns vor, daſs die erste Menstruation im 9. Jahre, in andern Fällen aber erst im 20. Jahre sich sehr häufige Abweichungen von dem angegebenen Mittel innerhalb des Zeitraums vom 13. bis 18. Lebensjahre.

Wodurch eine abnorm frühe oder späte Geschlechtsreife b wird, ist in den seltensten Fällen speziell nachzuweisen; d trächtlicheren Abweichungen vom Mittel sind gewöhnlich von m fachen krankhaften Erscheinungen begleitet, deren Beschreibun Erklärung nicht vor unser Forum gehört. Bisweilen ist sch den ersten Lebensjahren, ja schon wenige Tage nach der G ein periodisch wiederkehrender Blutabgang aus den Gen wahrgenommen worden. Mag derselbe auch vielleicht nicht in Fällen die Bedeutung einer wahren Menstruation gehabt haben, von einer Eilösung begleitet gewesen sein, in einigen de glaubwürdigen Beobachtern beschriebenen Fälle kam ihm die deutung sicherlich zu, da gleichzeitig auch die übrigen äuſseren Z der Geschlechtsreife, Ausbildung der Brüste und äuſseren Geni Hervorwachsen von Schamhaaren, zur Entwickelung gelangt Es scheinen also ausnahmsweise die oben berührten Ernäh verhältnisse, von welchen wir uns die Ausbildung der Gesch apparate abhängig denken, sich so gestalten zu können, da der Geburt an entweder genug erübrigt wird, um auch dies gabe zu bestreiten, oder die Verwertung des Ernährungsmateri die Zwecke der Zeugung zum Teil auf Kosten dieser oder Branche des individuellen Lebens stattfindet.

§ 169.

Periodische Eilösung. Die wesentliche Leistung des weiblichen Geschlechtslebens durch die ganze Tierreihe hindurch besteht aus der regelmäßsig in kürzeren oder längeren Intervallen wiederkehrenden spontanen Absonderung der in den Keimdrüsen bereiteten Eier. Die Bezeichnung spontan ist in dem Sinne zu nehmen, daſs die Absonderung ohne irgend welche Beihilfe der männlichen Individuen (Begattung) erfolgt; unter Absonderung wollen wir die Lösung und Fortbewegung der Eier von ihrer primären Bereitungsstätte weg verstanden wissen, sei es nun, daſs diese Fortbewegung auf einem Fortrücken auf kontinuierlichem Wege, da, wo Eileiter und Keimdrüse ohne Abgrenzung einen einfachen Schlauch darstellen, beruht, oder daſs, wie bei Menschen und Säugetieren, die Lösung einer Befreiung aus dem geschlossenen Bildungsfollikel durch Bersten desselben und einer Überführung des Eichens in die nicht mit dem Bildungsherd anatomisch zusammenhängenden Eileiter entspricht; sei es, daſs das Eichen direkt an die Auſsenwelt oder nur in den als Uterus bezeichneten Abschnitt der Eileiter befördert wird; sei es endlich, daſs das Eichen auf seinem Wege irgendwo mit männlichem Samen zusammentrifft, oder daſs es unbefruchtet abstirbt oder, wie unter Umständen auch möglich, unbefruchtet zu einem neuen Wesen sich entwickelt. Diese spontane Eilösung ist, wie jetzt mit Bestimmtheit für alle Tierklassen, einschlieſslich der Säuger und der Menschen, behauptet werden darf, unerläſslich zur Zweckerfüllung jedweder Zeugungsthätigkeit, indem durch sie allein die Möglichkeit der Vereinigung von Samen und Ei innerhalb oder auſserhalb des mütterlichen Organismus gegeben wird. Sie direkt nachzuweisen gelang zunächst an Tieren, bei deren Mehrzahl es sogar verhältnismäſsig leicht festzustellen glückte, daſs die sogenannte Brunst mit einer spontanen Eilösung verbunden ist, viel später an dem menschlichen Weibe, für welches Bischoff erst im Jahre 1844 darzuthun vermochte, daſs auch bei diesem eine periodische spontane Eilösung stattfindet, und daſs es aller Wahrscheinlichkeit nach auch bei diesem gerade nur die spontan gelösten Eichen sind, welche durch eine Begattung befruchtet werden. Mit andern Worten, die Sekretionsthätigkeit der weiblichen Keimdrüsen ist bei Menschen und Tieren keine stetige, sondern eine periodische durch Pausen unterbrochene, sie erfolgt nur in bestimmten Intervallen auf Grund eines erhöhten Ernährungsvorgangs, kraft dessen alle vorhandenen Follikelanlagen samt ihren Eiern schnell um eine gewisse Stufe dem Reifezustande näher, die am weitesten in der Entwickelung vorgeschrittenen Eier aber zur völligen Reife gebracht und aus ihren Bildungsstätten gelöst werden. Während

jedoch bei den meisten Tieren die Perioden der Keimdrüsenthätigkeit durch lange Ruhepausen getrennt sind, die Reifung und Lösung von Eiern meist nur einmal im Jahre Platz greift, wiederholt sich dieser Vorgang beim menschlichen Weibe die ganze Dauer des Geschlechtslebens hindurch regelmäſsig in 28tägigen (ausnahmsweise etwas gröſseren oder etwas kleineren) Zwischenräumen. Alle 28 Tage verläſst je ein, selten eine Mehrzahl von Eichen, im vollkommen reifen Zustande seinen Follikel, um durch den Eileiter in den Uterus zu gelangen, wo es im Falle erfolgter Befruchtung sich weiter entwickelt oder unbefruchtet zu Grunde geht. Jede solche Eilösung wird von einer Blutung der Uterinschleimhaut und dadurch bedingtem mehrtägigen Blutabgang aus den äuſseren Genitalien begleitet. Diese äuſsere Nebenerscheinung, welche mit den Namen Menstruation (im engeren Sinne), Menses, Katamenien, monatliche Reinigung, Periode, Regeln, Veränderung bezeichnet wird, ist es, welche wir zunächst etwas genauer ins Auge fassen wollen, ehe wir uns zur Erläuterung des mit ihr verknüpften wesentlichen Vorgangs in den Ovarien, der Eilösung, wenden.

Jeder Menstruationsblutung pflegen mehr oder weniger deutliche Vorboten vorauszugehen: Ziehen in den Schenkeln oder in der Kreuzgegend, subjektives Wärmegefühl in den Genitalien, Abspannung, geistige Verstimmung; dabei turgeszieren die äuſseren Genitalien, sezernieren einen zähen eigentümlich riechenden Schleim, welcher allmählich dünnflüssiger wird und sich mehr und mehr durch beigemengtes Blut rot färbt, bis endlich reines Blut austritt. Selten tritt die Blutung ohne alle Vorzeichen plötzlich ein, weit häufiger steigern sich die Vorboten zu sehr lebhaften Neuralgien und komplizieren sich mit mannigfachen krankhaften Erscheinungen, Magenkrämpfen, Erbrechen, Koliken u. s. w.; mit dem Eintritt der wirklichen Blutung pflegen die Beschwerden aufzuhören. Die Blutung verschwindet gemeinhin ebenso allmählich, wie sie eingetreten, indem das Blut spärlicher austritt und sich nach und nach mit schleimigem Sekret vermengt, bis eine einfache Schleimabsonderung den ganzen Vorgang beschlieſst. Die Dauer des Blutabgangs ist individuell verschieden, beträgt meist etwa 4—5 Tage, manchmal nur 1—2 Tage, mitunter aber auch bis 8 Tage. Ebenso schwankt die Menge des während einer Menstruation entleerten Bluts in weiten Grenzen; genaue Quantitätsbestimmungen sind füglich nicht ausführbar und auch von keinem besonderen Interesse. Man schätzt die mittlere Menge zu 100 bis 120 g; bei manchen Frauen reduziert sich dieselbe auf ein sehr geringes Quantum, indem das Blut nur spärlich und nur auf kurze Zeit zwischen den Schamlippen hervorsickert, bei andern dagegen ist die Blutung reichlich bemessen, teils infolge längerer Dauer der Periode, teils infolge gesteigerter Intensität der Absonderung. Auch bei einer und derselben Frau wechselt die Gröſse des Blutverlusts zu verschiedenen

Zeiten oft in weiten Grenzen; die Umstände, von denen diese Schwankungen bedingt werden, sind sehr wenig genau erkannt. Die Quelle des Menstruationsbluts ist die Uterinschleimhaut; bei den nicht seltenen Fällen von *prolapsus uteri* hat man sich von dem tropfenweisen Hervorquellen des Bluts aus dem Muttermund überzeugt, bei völliger Umstülpung des Uterus hat man direkt das Ausschwitzen des Bluts aus der zu Tage liegenden Schleimhautoberfläche beobachtet. Die nächste Ursache der Blutung ist eine beträchtliche Blutüberfüllung der Schleimhautkapillaren, durch welche vielleicht stellenweise Zerreifsungen der letzteren herbeigeführt werden. Direkte Beobachtungen existieren darüber freilich nicht, und es wäre daher auch denkbar, dafs die Menstrualblutung *per diapedesin* erfolgt, also auf einem Durchsickern auch der geformten Blutbestandteile durch die bekanntlich nicht absolut dichten Kapillarwandungen beruht. Da der Blutaustritt gleichzeitig auf allen Punkten der Schleimhautoberfläche vor sich geht, so ist jedenfalls eine beträchtliche Masse von Kapillargefäfsen bei demselben beteiligt. Die Art und Weise, wie die menstruale Blutkongestion hervorgebracht wird, ist noch nicht bestimmt ermittelt. ROUGET[1] betrachtet sie als Analogon der Erektion des männlichen Penis, bedingt durch eine krampfartige Kontraktion der Muskelfasern des Uterus und dadurch gehemmten Blutabflufs. Allein abgesehen davon, dafs in diesem Falle keine Analogie zwischen ihr und der Erektion des Penis bestehen würde, da die Hauptursache der letzteren, wie wir sehen werden, in einer aktiven Gefäfserweiterung, nicht in einer Hemmung des Blutabflusses gegeben ist, sind auch die Kontraktionen des Uterus während der Menstrualblutung weder nachgewiesen, noch wären sie voraussichtlich imstande, eine anhaltende Blutkongestion zu vermitteln. Eben gerade die uns jetzt bekannten Ursachen der Peniserektion, sowie unsre Erfahrungen über die Physiologie der Gefäfsnerven überhaupt, machen vielmehr einen ganz andren Mechanismus der Menstrualkongestion, und zwar eine Erzeugung derselben durch Reizung gefäfsdilatierender vom Rückenmark entspringender Nervenfasern äufserst wahrscheinlich, eine Vermutung, welche bereits von PFLUEGER[2] ausgesprochen worden ist. Wir hätten uns dann vorzustellen, dafs der Uterus von der *medulla spinalis* Nerven empfinge, deren Erregung die kleinen Ringmuskeln der Uterinarterien auf dem nämlichen noch unbekannten Wege in den erschlafften Zustand überführte, wie die Erregung der *chorda tympani* z. B. diejenige der Submaxillardrüsenarterien. Auf die wahrscheinlich reflektorische Natur der Erregung dieser Nerven kommen wir noch zurück; der experimentelle Beweis für die hier angedeutete Hypothese dürfte freilich schwer zu führen sein. Die Uterinschleimhaut selbst zeigt

---

[1] ROUGET, *Journ. de la physiol.* 1858. T. I. p. 320, 479 u. 735.
[2] PFLUEGER, *Unters. aus d. physiol. Laborat. zu Bonn.* Berlin 1865. p. 53.

während der Menstruation erhebliche Veränderungen: sie erscheint beträchtlich verdickt, aufgelockert, dunkelrot gefärbt; die sie durchsetzenden schlauchförmigen Drüsen, welche aufserhalb der Menstruationszeit so unentwickelt sind, dafs man sie vom Grundgewebe kaum unterscheiden kann, treten auf das schönste mit dunkeln Konturen hervor, zeigen eine deutliche Epithelialauskleidung und einen trüben, aus einer feinen Molekularemulsion bestehenden Inhalt. Es scheint demnach, als wenn diese Drüsen aufserhalb der Periode verkümmerten, während derselben vorübergehend sich vollständiger entwickelten und eine Sekretionsthätigkeit begännen. Der Flimmerepithelüberzug der Schleimhaut wird während jeder Blutung vollständig abgestofsen und nach deren Beendigung durch einen neugebildeten ersetzt. Das ausgetretene Blut unterscheidet sich vom normalen Venenblut durch einige Eigenschaften, welche hauptsächlich durch die Sekrete der Schleimhaut, mit denen es auf seinem Wege nach aufsen in Berührung kommt und sich vermengt, bedingt zu sein scheinen. Es ist konsistenter, schleimiger und dunkler gefärbt, und reagiert stärker alkalisch als gewöhnliches Venenblut; unter dem Mikroskop finden sich neben normalen (oder bei längerem Verweilen des Bluts an der Luft durch Verdunstung geschrumpften) farbigen Blutzellen zahlreiche farblose, von denen indessen zweifelhaft ist, ob sie dem Blute an sich, oder den beigemengten Sekreten der Schleimhäute als „Schleimkörperchen" angehören; ferner zahlreiche Epithelialzellen, welche zweifellos als Beimengungen anzusehen sind. Genaue chemische Untersuchungen des Menstrualbluts fehlen noch, es ist indessen von vorn herein nicht wahrscheinlich, dafs es sehr erhebliche Differenzen von andrem Venenblute zeige; die vorhandenen Abweichungen rühren wahrscheinlich zum gröfsten Teil von der Einwirkung der hinzutretenden alkalischen Schleimhautsekrete her.

Es ist vielfach darüber hin und her diskutiert worden, ob das Menstrualblut Faserstoff enthalte oder nicht. Sicher ist, dafs in der Regel das aus den äufseren Genitalien hervorquellende Blut weder ein zusammenhängendes Koagulum bildet, noch überhaupt diejenige Substanz, die man geronnenen Faserstoff nennt, enthält.[1] HENLES Vermutung, dafs der Mangel einer sichtbaren Gesamtgerinnung nur davon herrühre, dafs jedes einzelne Tröpfchen des Bluts unmittelbar nach seinem Austritt aus den Gefäfsen schon im Uterus gerinne, und sich so eine Unmasse kleiner Gerinnsel bilde, welche dem Blute seine flüssige Beschaffenheit läfst, entbehrt jeder mikroskopischen Bestätigung; es dreht sich die Frage also nur darum, ob das Menstrualblut etwa schon bei seinem Austritt aus den Uterinkapillaren eines der von A. SCHMIDT nachgewiesenen Gerinnungsfaktoren ermangelt, oder ob die Gerinnung etwa schon im Uterus eintritt und das Gerinnsel darin zurückbleibt, oder ob einer der Gerinnungsfaktoren durch die Zumischung des Schleimhautsekrets bis zur Vernichtung seiner Wirksamkeit verändert wird. Bei der Überlegung, welche dieser drei möglichen Erklärungen den Vorzug verdiene, kann die Unzulässigkeit der ersten von ihnen indessen nicht lange verborgen bleiben.

---

[1] C. SCHMIDT, *Die Diagnostik verdächtiger Flecke in Criminalfällen.* Mitau u. Leipzig 1848. *p.* 8 u. 41.

Denn dafs das Blut der Uteringefäfse an sich keine Gerinnungsfaktoren enthalten sollte, ist einerseits von vornherein höchst unwahrscheinlich, und steht anderseits in direktem Widerspruch mit der Thatsache, dafs nicht allein bei krankhaften, nicht menstrualen Hämorrhagien des Uterus ein normal gerinnbares Blut ausgeschieden, sondern in einzelnen Ausnahmefällen auch bei sehr profusen Menstruationen ein Fibrinkoagulum gebildet wird (J. Vogel). Hinsichtlich der zweiten liegen nur wenige direkte Beobachtungen vor und diese wenigen widersprechen einander. Denn während J. Vogel[1] in dem Menstrualblute einer mit *prolapsus uteri* behafteten Frau, welches er direkt von der Uterinschleimhaut zur Untersuchung nahm, keine Spur eines Gerinnsels antraf, fand E. H. Weber[2] bei einem Mädchen, welches sich während der Menstruation entleibt hatte, die Uterinschleimhaut mit einer Kruste geronnenen Bluts überzogen. Was nun endlich den dritten noch übrigen Erklärungsweg betrifft, so ist derselbe allerdings noch keiner exakten Prüfung unterworfen worden; was aber mit besonderem Nachdruck zu seinen gunsten spricht, ist, wie O. Funke mit Recht bemerkt hat, der Umstand, dafs er sowohl genügende Auskunft über den Mangel der Gerinnungsfähigkeit des Menstrualbluts überhaupt verschafft, als auch gestattet, die widersprechenden Erfahrungen Vogels und E. H. Webers miteinander zu vereinbaren. Die Theorie Funkes[3] fufst auf den beiden richtigen Thatsachen, dafs das Uterindrüsensekret alkalische Reaktion besitzt, und dafs Zusatz von Alkali zu normalem Blute die Gerinnbarkeit desselben beeinträchtigt oder sogar gänzlich aufhebt, und erklärt demgemäfs das Unvermögen des Menstrualbluts zu koagulieren einfach aus seiner Vermengung mit dem während der Menstruationsperiode reichlicher abgesonderten Sekrete der Uterinschleimhaut. Weshalb das Blut bei nicht menstrualen Uterinhämorrhagien trotz der Anwesenheit der Uterindrüsen dennoch wie gewöhnliches Venenblut gerinne, ist nach Funke dahin zu verstehen, dafs jene Drüsen aufserhalb der Menstruationszeit überhaupt gar nicht sezernieren, die ausnahmsweise bei profusen Menstruationen beobachtete Entwickelung eines Blutkoagulums dahin, dafs hierbei der Betrag des ausgeschiedenen Sekrets einen relativ zu geringen Wert besitze. Die Anwesenheit einer fibrinösen Blutkruste endlich in Webers Fall, welche Vogels Beobachtungen gegenüber nicht als ein normales Vorkommnis gedeutet werden könne, vermutet Funke dadurch bedingt, dafs nach dem Tode noch ein Blutaustritt stattgefunden habe, während die Drüsensekretion bereits erloschen gewesen wäre und folglich einen hemmenden Einflufs auf die Faserstoffbildung nicht habe ausüben können.

Von ihrem ersten Erscheinen an kehrt, wie erwähnt, die Menstruation, wenn keine krankhaften Störungen stattfinden, in regelmäfsigen Intervallen wieder, und zwar vergeht bei der Mehrzahl der Frauen zwischen je zwei Menstruationseintritten ein Zeitraum von 28 Tagen, also gerade die Zeit eines synodischen Umgangs des Monds um die Erde, wie auch der Name Menses oder monatliche Reinigung besagt. Die Gröfse des freien Intervalls zwischen zwei aufeinander folgenden Blutungen hängt natürlich von der Dauer derselben ab. Sehr zahlreich und mannigfach sind die Abweichungen von der statistisch als Regel festgestellten 28tägigen Periode, es kommen alle möglichen Gröfsen der Perioden zwischen acht Tagen und acht Wochen vor, die Mehrzahl der Schwankungen indessen bewegt sich zwischen 20 und

[1] J. Vogel, in R. Wagners *Lehrb. d. Physiol.* 3. Aufl. 1845. p. 230.
[2] E. H. Weber, *Zusätze zur Lehre vom Baue u. d. Verricht. der Geschlechtsorgane.* Leipzig 1846. p. 42.
[3] O. Funke, *Lehrb. d. Physiol.* 4. Aufl. Bd. II. p. 993.

35 Tagen. Alle Grade der Abweichungen können vorhanden sein, ohne daſs sich irgend welche krankhafte Zustände des Generationsapparats oder des Organismus überhaupt als Ursachen nachweisen lieſsen. Bei einer und derselben Frau pflegt im allgemeinen die Menstruation die von Anfang an angenommene Periodizität während der ganzen Dauer des Geschlechtslebens beizubehalten; doch kommen auch hiervon Ausnahmen gar häufig vor, äuſsere Einflüsse, besonders heftige psychische Affekte, körperliche Anstrengung, veränderte Lebensweise u. s. w. führen sehr leicht Unregelmäſsigkeiten, Verkürzung oder Verlängerung des Intervalls herbei.

Die Frage nach den Ursachen, von welchen die Periodizität der Uterinblutung abhängt, fällt mit der allgemeineren wichtigeren Frage nach den Ursachen der periodischen Keimdrüsenthätigkeit zusammen. Bei Betrachtung der letzteren werden wir sehen, bis wie weit diese Frage zu beantworten ist. Warum bei den Menschen die Menstruation und Eilösung gerade in 28tägigen Perioden sich wiederholt, ist eine müſsige Frage; es genügt, wenn wir irgend welche Umstände namhaft machen können, welche überhaupt eine relativ häufige regelmäſsige Wiederkehr der fraglichen Vorgänge notwendig machen. Ob die Periode im mittel 28 oder 30 Tage umfaſst, ist eine völlig gleichgültige Sache. Der unglückliche Umstand, daſs in der Welt noch eine 28tägige Periode, die als anomalistische Periode bezeichnete Zeit eines Mondumlaufs um die Erde, existiert, hat seltsamerweise Anlaſs geboten, daſs man dieselbe in ursächlichen Zusammenhang mit der Periodizität der Menstruation brachte, die Wiederkehr der Blutung durch die Wiederkehr derjenigen bestimmten Mondphase, bei welcher sie vorher eintrat, hervorgerufen werden glaubte! Freilich sind jetzt wohl die Zeiten so naiver physiologischer Anschauungen vorüber, ist jetzt die Wundermacht des Monds, durch welche er Wetter und Menstruation regiert, in das Bereich der Laienmärchen zurückgedrängt; allein noch ist es nicht allzulange her, daſs man auf statistischem Wege alles Ernstes die Abhängigkeit der Menstruationsperiodizität von dem Mondumlauf nachweisen und durch ein bestimmtes Gesetz ausdrücken zu können gemeint hat.[1]

Was verursacht nun aber in Wirklichkeit den periodischen Blutfluſs? Es gibt nur eine einzige Antwort auf diese Frage: der periodische Blutfluſs wird bedingt durch die periodische Thätigkeit der Keimdrüsen, steht also in funktionellem Zusammenhang mit der Reifung und Lösung der Eichen. Es ist wunderbar, wie lange man die offenbare Beziehung beider Vorgänge zueinander übersehen hat, wie lange nicht einmal die Vermutung einer regelmäſsigen spontanen Eilösung bei Menschen und Säugetieren gewagt wurde, trotzdem eine solche seit geraumer Zeit für die übrigen

---

[1] Vgl. G. SCHWEIG, *Arch. f. physiol. Heilk.* 1844. Bd. III. p. 281, u. *Unters. üb. period. Vorgänge.* Karlsruhe 1843. — CLOS, *Bull. de l' Acad. de Belgique* 1858. T. IV. p. 108, u. STROHL. *Gaz. méd. de Paris.* 1862. T. XVII. p. 181.

Tierklassen erwiesen war und daher wohl aus der Analogie hätte erschlossen werden dürfen, trotzdem dafs selbst die *corpora delicti* derselben beim Menschen wiederholt beobachtet worden waren. Es galt als feststehende Thatsache, dafs bei Menschen und Säugetieren nur durch eine fruchtbare Begattung ein oder mehrere Eichen aus ihren Follikeln befreit werden könnten. Man fand zwar in den Ovarien notorischer Jungfrauen wiederholt geplatzte Follikel und deren Rückbildungsmodifikationen, die gelben Körper, sah darin aber nur einen Grund, die Keuschheit der betreffenden Individuen in Abrede zu stellen, ohne die Möglichkeit einer spontanen Eilösung auch nur in Erwägung zu ziehen. Es war ferner längst erwiesen, dafs die periodische Blutabsonderung nicht ein selbständiger Lebensakt des Uterus sei, dafs sie im innigen Zusammenhang mit dem Leben der Keimdrüsen stehen müsse, da man die Blutung bei weiblichen Kastraten oder bei krankhafter Zerstörung der Ovarien ohne gleichzeitige Alteration des Uterus wegbleiben, bei Entartung oder nach Exstirpation des Uterus dagegen entweder periodische Beschwerden, wie sie sonst die Blutung begleiten, oder sogar vikarierende Blutungen aus andern Organen, Magen, Lungen eintreten sah; allein auch diese gewichtigen Thatsachen vermochten den festen Irrglauben nicht zu erschüttern. Erst im Jahre 1840 tauchte die Wahrheit vermutungsweise auf: W. Jones, Paterson, Negrier[1] deuteten die aufserhalb der Gravidität wiederholt gefundenen gelben Körper richtig als Zeichen einer spontanen Eilösung, Negrier stellte sogar die Hypothese auf, dafs bei jeder Menstruation ein Graafscher Follikel platze und nach Entleerung seines Eies sich in ein sogenanntes „falsches" *corpus luteum* (den bei Gravidität gebildeten „wahren" gegenüber) umwandele. Immer fehlte aber noch der direkte Beweis, vor allem die Auffindung des Eichens selbst; diesen Beweis verdanken wir dem um die Zeugungslehre so hoch verdienten Bischoff.[2] Er fand bei weiblichen Säugetieren (Hunden, Kaninchen, Schafen, Schweinen), welche er streng von männlichen Individuen abgesperrt gehalten, oder denen er sogar, um jede Möglichkeit des Samenzutritts abzuschneiden, die Eileiter vom Uterus abgebunden hatte, konstant bei jeder Brunstepoche nicht allein einen oder mehrere frisch geplatzte Follikel, sondern auch die aus letzteren entleerten Eichen selbst in den Eileitern. Nun ist es zwar beim Menschen bisher nur in einem einzigen Falle geglückt[3] das Eichen im Eileiter eines während der Menstruation gestorbenen im jungfräulichen Zustande befindlichen Weibes zu entdecken, um so häufiger dagegen das Vorhandensein geborstener und

---

[1] Vgl. W. Jones, *Pract. observ. on diseases of women.* London 1839. — Paterson, *Edinb. med. and surg. Journ.* 1840. Vol. LIII. p. 49. — Negrier, *Rech. anatom. et physiol. sur les ovaires dans l'espèce humaine.* Paris 1840.

[2] Bischoff, *Beweis d. von d. Begatt. unabh. period. Reifung u. Loslösung d. Eier der Säugeth. u. d. Menschen als der ersten Bedingung ihrer Fortpflanzung.* Gießen 1844.

[3] Hyrtl, s. b. Bischoff, *Ztschr. f. ration. Medic.* 1853. N. F. Bd. IV. p. 129 (155).

zu gelben Körpern umgewandelter Follikel in jungfräulichen Ovarien festgestellt. Ein Zweifel, dafs auch beim Menschen eine spontane Eilösung stattfindet und mit dem Eintritt der Menstruation in physiologischem Konnex steht, scheint daher kaum zulässig; als ungewifs ist nur zuzugeben das zeitliche Verhalten beider Vorgänge zueinander, ob die Eilösung der Blutung folgt, wie es bei brünstigen Tieren die Regel bildet, oder ihr vorausläuft.

Warum sich beim Menschen so ungemein selten Gelegenheit bietet durch Auffindung des Eichens in den Tuben oder in dem Uterus die zwischen Menstruation und Eireifung offenbar vorhandene Beziehung zu klären, und warum selbst befruchtete Eichen in ihren früheren Entwickelungsstadien nur aufserordentlich selten zur Beobachtung gelangen, erklärt sich aus folgenden Umständen. Erstlich werden bei Sektionen sehr selten Eileiter und Uterus mit der pedantischen Sorgfalt durchsucht, welche die Ermittelung eines so kleinen Gebildes erfordert; zweitens betrifft die Mehrzahl der Sektionen kranke Individuen, bei welchen unmittelbar vor dem Tode die Menstruation infolge der Krankheit niemals eintritt, und drittens werden die Sektionen meist so spät nach dem Tode angestellt, dafs das Eichen entweder zerstört oder in der weichen Schleimhaut kaum wahrnehmbar geworden ist.

Die Reifung und Lösung eines Eichens geht beim Menschen folgendermafsen vor sich. Der Follikel gewinnt rasch und bedeutend an Volumen und verwandelt sich in ein wasserhelles pralles Bläschen von 9—13 mm Durchmesser, welches hoch über die Oberfläche des Ovariums vorragt. Seine Blutgefäfse, welche in der bindegewebigen Kapselwand verlaufen, erscheinen stark injiziert, besonders zeigt sich ein dichter stark erfüllter Kapillarkranz auf dem Scheitel der hervorragenden Partie. Die Schwellung des Follikels beruht hauptsächlich auf vermehrter Absonderung der seine Höhle erfüllenden Flüssigkeit, teilweise aber auch auf einer Wucherung seiner Epithelialauskleidung, der *membrana granulosa*, deren Zellen an Zahl und Gröfse beträchtlich zunehmen. Eine ganz eigentümliche Veränderung erleiden die Zellen des Keimhügels, in welchem das Eichen eingebettet liegt. Sie verlieren ihre ursprüngliche runde Form, indem sie sich zunächst nach einer Seite hin verlängern, so dafs sie keulenförmig werden, sodann auch nach der andren Seite spitz auswachsen und dadurch Spindelform annehmen. Da diese Zellen sämtlich radial zum Ei geordnet sind, so dafs ihr Längendurchmesser senkrecht gegen dessen Zona steht, so erscheint dasselbe wie von einem Strahlenkranz umhüllt, der *corona radiata* der Autoren, deren Erscheinen von BISCHOFF[1] als Zeichen der vollendeten Eireife angesehen wurde, nach VAN BENEDENS[2] Untersuchungen aber dem Stadium der eigentlichen Eireife, welche durch das Verschwinden des Keimbläschens im Ei angezeigt wird, um mehrere Wochen voranläuft. Neben dem gesteigerten Wachstum

---

[1] BISCHOFF, *Entwickl. d. Kanincheneies.* 1843. Taf. II. Fig. 15 *A B*; *Entwickl. d. Hundeeies.* 1845. Taf. I. Fig. 4 u. 5; *Entwickl. d. Meerschweincheneies.* 1852. Taf. 1. Fig. 2.

[2] ED. v. BENEDEN, *Arch. de biologie.* 1880. Vol. I. p. 137 (139).

der Follikelwandung und ihrer Epithelbelege, der *membrana granulosa*, macht sich endlich auch ein solches an dem Eichen selbst bemerklich. Dasselbe nimmt an Gröſse zu, seine Zona verdickt sich, sein Dotter wird dichter und dunkler, sein Keimbläschen nähert sich der Oberfläche mehr und mehr, legt sich dicht an die *zona pellucida* an und verflüssigt sich schlieſslich, wahrscheinlich schon vor der Ausstoſsung des Eies aus dem Follikel, unter Auflösung seiner Hüllhaut im Dotter.[1] Endlich, wenn die Vergröſserung und Anspannung des Follikels eine gewisse Höhe erreicht haben, platzt derselbe, und zwar jedesmal am äuſsersten Gipfel seiner über die Eierstocksoberfläche hervorragenden Kuppe, das Eichen wird samt seinem ihm anhaftenden strahligen Zellmantel frei und fällt auf die Mündung der zu seiner Aufnahme bereiten Tuba. Daſs das Platzen regelmäſsig an dem obersten Punkte der aus dem Ovariumstroma sich hervorwölbenden Follikelwand erfolgt, erklärt sich leicht aus dem Umstand, daſs diese Stelle die dünnste und folglich am wenigsten widerstandsfähige ist. Durch welches Moment die Ruptur selbst bewirkt wird, ist noch nicht bestimmt ermittelt. Es ist möglich, daſs die allmähliche Spannungszunahme in dem mehr und mehr gedehnten Follikel die einzige Ursache bildet, möglich aber auch, daſs alle Bedingungen, welche eine Kongestion zu den Ovarien und überhaupt zu den inneren Geschlechtsorganen herbeiführen, z. B. also die Menstruation oder selbst der Akt der Begattung[2] dabei mitspielen, indem sie vielleicht eine rasche Überfüllung des Follikels mit Flüssigkeit und dadurch das Bersten desselben bewirken. Rouget schreibt dem Ovarium geradezu wie dem Uterus eine menstruale Erektion zu und läſst dieselbe, wie jene, dadurch zustandekommen, daſs durch Muskelkontraktion die Blutabfuhr gehemmt wird. Er begründet diese Ansicht einmal auf die nach seinen Beobachtungen vorhandene überraschende Übereinstimmung in der Anordnung und Verteilung der zuführenden Gefäſse des Ovariums mit denen des Uterus und der eigentlichen Schwellkörper der Begattungsorgane, zweitens auf den Nachweis der Muskelfasern, welche die Blutstauung vermitteln sollen. Es finden sich dieselben nach ihm nicht im Ovarium selbst, sondern in der Bauchhautfalte, welche Uterus, Tuben und Ovarien umschlieſst, zwischen deren Lamellen, in Gestalt dünner, zu regelmäſsigen Zügen angeordneter Lagen glatter Muskelfasern. Es stimmt zu diesem Befund, daſs früher schon Leydig[3] im Mesovarium von Fischen und mit Rouget gleichzeitig Aeby[4] im Mesovarium verschiedener Wirbeltiere Muskelfasern gefunden, und daſs Pflueger[5] am Mesovarium von Fröschen

---

[1] Vgl. Koelliker, *Entwicklungsgesch.* 2. Aufl. Leipzig 1876—79. p. 47, u. Ed. v. Beneden, *La maturation de l'oeuf, la fécondation* etc. Bruxelles 1875. p. 8.

[2] Vgl. Weil, *Wiener med. Jahrb.* 1874. p. 18.

[3] Leydig, *Lehrb. d. Histologie.* 1857. p. 508.

[4] Aeby, *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1859. p. 675.

[5] Pflueger, ebenda. p. 30.

spontane und durch Reize hervorzurufende Kontraktionen beobachtet hat. Allein die Deutung dieser Muskeln als Erektionsmechanismus ist mehr als zweifelhaft; es ist überhaupt nicht recht einzusehen, wie sie eine Kompression von Gefäfsen zustande bringen sollen, am wenigsten aber, wie sie eine Blutüberfüllung bewirken können, da sie doch auch die Arterien komprimieren müfsten, ja nach AEBY, der sie auschliefslich in Begleitung der Arterien verlaufen sah, sogar diese allein. Welches ihre Bestimmung ist, läfst sich freilich schwer sagen, möglich, dafs sie, wie auch ROUGET nicht in Abrede stellt, die Beförderung der gelösten Eichen nach den Tuben hin erleichtern. Die Ovarialkongestion erklärt sich wohl, wie diejenige des Uterus, am wahrscheinlichsten aus einer reflektorischen Erregung gefäfsdilatierender Nerven.

Der entleerte Follikel, welcher seine Rolle ausgespielt hat, geht zu Grunde, aber auf eine eigentümliche Weise, indem nach WALDEYERS völlig zutreffender Schilderung seine innere Bindegewebswand (s. o. p. 494) sowohl als auch der Rest der in ihm zurückgebliebenen Granulosazellen[1] Veränderungen durchläuft, welche ihn zum sogenannten *corpus luteum* machen. Das Wesen dieser Veränderungen besteht von seiten der Granulosazellen aus einer anfänglichen Wucherung und aus einem nachträglichen Zerfall derselben zu körniger Dottermasse von gelblicher Farbe, von seiten der Bindegewebskapsel in einer reichlichen Ausscheidung farbloser Blutkörper aus den Follikelgefäfsen bei gleichzeitiger Sprossenbildung der letzteren einwärts in die Follikelhöhle. Ist der freigewordene Raum durch neue Gewebs- und Dottermassen in der geschilderten Weise ausgefüllt, so tritt der gelbe Körper in das Stadium der Atrophie oder Schrumpfung, durch welche die mächtig verdickte Granulosa, die von ihr produzierte Dottersubstanz und die Bindegewebskapsel des ehemaligen GRAAFschen Follikels nach und nach zum Schwinden gebracht werden, bis endlich von ihm nichts weiter übrig ist als eine strahlige Bindegewebsnarbe, in welcher noch einzelne Pigmentkörnchen oder Pigmentkristalle mikroskopisch nachzuweisen sind, die Reste entweder eines eventuell vorhanden gewesenen Blutergusses oder vielleicht auch des gelben hämatoidinähnlichen Pigments der zerfallenen Granulosazellen. Welche von diesen beiden Entstehungsmöglichkeiten der fraglichen Farbstoffablagerung als die Regel anzusehen ist, kann noch nicht mit Sicherheit angegeben werden. Lange Zeit ist überhaupt nur die erste in Betracht gezogen worden, weil man ganz allgemein der Ansicht war, dafs die Ruptur eines Eifollikels notwendig mit einem Bluterguſs in die Follikelhöhle verknüpft sein müfste. Es scheint jedoch, als ob diese Anschauung mehr auf einer unerwiesenen Annahme als auf thatsächlicher Beobachtung beruhte.

---

[1] Vgl. WALDEYER, *Eierstock u. Ei* u. s. w. p. 94.

Der Zeitraum, welchen ein geplatzter Follikel zu seiner Umbildung zum gelben Körper und dessen endlicher Rückbildung braucht, ist ebenso verschieden als der Entwickelungsgrad, welchen letzterer erreicht. Es hat diese Verschiedenheit früher zur Unterscheidung wahrer und falscher gelber Körper geführt. Man betrachtete nur die während einer Schwangerschaft entwickelten, ausgezeichnet grofsen gelben Körper als wahre, infolge einer normalen Eilösung gebildete, während man die aufserhalb der Gravidität zuweilen gefundenen kleinen unscheinbaren als zufällige, abnorme und daher auch nur mangelhaft entwickelte Gebilde ansah, so lange man ihren regelmäfsigen menstrualen Ursprung nicht kannte. Jetzt fafst man das Verhältnis gewissermafsen umgekehrt auf: die kleinen *corpora lutea*, wie sie jede Eilösung erzeugt, sind die gewöhnlichen, die grofsen, während der Schwangerschaft ausgebildeten ein Ausnahmezustand; wahre gelbe Körper sind beide Arten, insofern beiden dieselbe Ursache, eine spontane Berstung eines Follikels, zu Grunde liegt. Dafs aufserhalb der Schwangerschaft die in Rede stehenden Gebilde nur eine beschränkte Gröfse erreichen, nur wenige Wochen zu ihrer vollkommenen Ausbildung brauchen, nach einem bis zwei Monaten oder noch früher wieder verschwunden sind, während sie bei gleichzeitiger Gravidität das 3—4fache Volumen erreichen, erst nach 3—4 Monaten zu ihrer höchsten Blüte kommen und entsprechend langsam zurückgebildet werden, ist leicht erklärlich. Wird das gelöste Eichen nicht befruchtet, so endet mit der menstrualen Blutung die erhöhte Ernährungsthätigkeit in den Keimdrüsen und sinkt auf ein Minimum herab, welches einer kräftigen Gewebswucherung in dem entleerten Follikel wenig günstig ist. Tritt dagegen Befruchtung des gelösten Eichens ein, so dauert im gesamten Generationsapparat ein erhöhtes Leben während der ganzen Schwangerschaftsperiode fort; dieselbe intensive Thätigkeit, kraft deren der Embryo im Uterus durch die Placenta sein ganzes Bildungsmaterial empfängt, kommt auch dem entleerten Follikel zu gute, unterhält seine Wucherung längere Zeit und steigert sie auf einen beträchtlicheren Grad. Bevor man die Bedeutung der *corpora lutea* überhaupt kannte, gab ihre mächtige Entwickelung während der Gravidität zu verschiedenen grundlosen Vermutungen Veranlassung: SEILER und MONTGOMERY betrachteten sie als Nahrungsreservoirs für den Embryo, HOME gab sie als Drüsen aus, in welchen neue Eier gebildet werden sollten.[1]

Gewöhnlich findet man in menschlichen Ovarien nie mehr als einen gelben Körper auf einmal. Hieraus ist zu schliefsen, dafs in der grofsen Mehrzahl der Fälle zu gegebener Zeit immer nur ein einziger Follikel das Maximum der Reife erlangt, das infolge seines Berstens entstehende *corpus luteum* aber

---

[1] SEILER, *Die Gebärmutter u. d. Ei des Menschen*. Dresden 1832. p. 28. — MONTGOMERY, *Die Lehre von d. Zeichen d. Schwangerschaft*, deutsch von SCHWANN. Bonn 1839. p. 261. — EDW. HOME, *Lect. on comparat. anatomy*. London 1814—28. Bd. III. p. 294.

aufserhalb der Schwangerschaft bereits in das Stadium der Atrophie übergegangen ist, wenn der nächste den Höhepunkt seiner Entwickelung erreicht hat. Ein interessanter Ausnahmefall ist von E. H. WEBER mitgeteilt worden. Bei einem Mädchen zeigte jedes Ovarium eine grofse Anzahl schön ausgebildeter gelber Körper bis zu 11 mm Durchmesser; ihre Zahl in beiden Ovarien zusammen betrug 17. Es ist schwer zu sagen, wodurch diese sehr auffällige Erscheinung bedingt worden war, ob sich abnormer Weise so viele Eichen auf einmal gelöst hatten, oder ob eine verzögerte Atrophie nacheinander in regelrechten Zeitabständen gebildeter gelber Körper die Ursache der gleichzeitigen Gegenwart so vieler war.

Fassen wir nun noch einmal die Vorgänge während einer Menstruationsperiode mit Berücksichtigung ihrer ursächlichen Verknüpfung kurz zusammen. Alle vier Wochen geben sich in den inneren und äufseren Geschlechtsorganen des menschlichen Weibes Anzeichen einer gesteigerten Thätigkeit kund, welche einige Tage andauert; durch dieselbe werden alle vorhandenen Follikel mit den in ihnen enthaltenen Eichen rasch auf eine höhere Entwickelungsstufe gehoben, ein oder mehrere der am weitesten vorgerückten zur vollkommenen Reife gebracht, so dafs ein oder mehrere Eichen ihre berstenden Bildungsstätten verlassen und in diejenigen Teile des Generationsapparats hineingelangen, in welchen sie dem etwa von aufsen eingebrachten männlichen Keimstoff begegnen und, wenn sie durch dessen Einwirkung befruchtet werden, ihre Bestimmung, die Umbildung zum neuen Individuum, erfüllen, oder, wenn sie auf ihrem Wege nicht mit Samen zusammentrafen, schnell zu Grunde gehen. Im Uterus äufsert sich die erhöhte geschlechtliche Thätigkeit in histologischen Veränderungen der Schleimhaut, welche als die ersten Vorbereitungen angesehen werden können, dem aus einer der Tuben hervorgetretenen Eichen einen festen Haltpunkt auf der inneren Uterusoberfläche zu gewähren und die später noch zu erörternde organische Verbindung desselben mit letzterer zum Behufe der Ernährung des Embryo zu bewerkstelligen. Fraglich ist nur, in welchem Zusammenhang die Gewebswucherung der Uterinschleimhaut zur Ovulation steht, und ob die menstruale Blutung beim Menschen dieser vorangeht oder nachfolgt. Nach den einen ist das erstere der Fall: die Menstruationsblutung wäre nur das Mittel, durch welches sich der Uterus der gewucherten Schleimhautpartien und des unbefruchtet gebliebenen, folglich auch abgestorbenen Eichens entledigt, und die Texturveränderung der Schleimhaut durch das in die Uterushöhle gelangte als Gewebsreiz wirkende Ei hervorgerufen. In diesem Sinne hat sich in älterer Zeit O. FUNKE ausgesprochen, späterhin auf Grund histologischer Untersuchungen der im Menstruationszustand befindlichen Schleimhaut KUNDRAT und ENGELMANN.[1] PFLUEGER dagegen, dem sich dann auch FUNKE unter Aufgabe seiner ursprünglichen Ansicht angeschlossen hat, statuiert eine direkte Beziehung zwischen

---

[1] O. FUNKE, *Lehrb. d. Physiol.* 4. Aufl. Bd. II. p. 1000. — KUNDRAT u. ENGELMANN, *Wien. med. Jahrbb.* 1873. p. 135.

der menstrualen Blutung und dem Bersten der reifen GRAAFschen Follikel, d. i. dem Beginne der Ovulation. Die Menstruation ist nach ihm „der Inokulationsschnitt der Natur zur Aufimpfung des befruchteten Eies auf den mütterlichen Organismus.“ PFLUEGER führt zu gunsten seiner Vermutung besonders die Thatsache an, dafs die menstruale Blutung nur bei solchen Säugetieren stattfindet, bei welchen es zu einer innigen Verwachsung zwischen Ei und Uterusschleimhaut kommt, und dafs nach NUMANN[1] bei Kühen die Blutung nicht auf der ganzen Schleimhautfläche, sondern nur auf den Placentarwarzen, welche später ausschliefslich mit dem Ei verwachsen, sich zeigt. Endlich stimmt hiermit auch sehr wohl die Erfahrung, dafs bei Hunden die Blutung entschieden der Befruchtung vorangeht. Bei dieser Bedeutung der Menstruation mufs das rechtzeitige Zusammentreffen mit dem Eilösungsvorgang gesichert sein. Über die Art dieses Zusammenhangs verdanken wir ebenfalls PFLUEGER eine Hypothese, welche zugleich die Periodizität beider Vorgänge in befriedigender Weise erklärt. Es ist nach ihm nicht die Eilösung als solche die direkte Ursache der Menstruation, sondern die menstruale Kongestion des Uterus und die Kongestion in den Ovarien, welche die Eilösung herbeiführt, haben eine gemeinschaftliche Ursache und einen gemeinschaftlichen nervösen Reflexmechanismus. PFLUEGER nimmt an, dafs durch den stetigen Neubildungsprozefs im Ovarium, d. i. die massenhafte mit der Follikelbildung verbundene Zellvermehrung, ein Reiz für sensible Nerven des Ovariums geschaffen werde. Die Erregung derselben überträgt sich dem im Rückenmark gelegenen Nervenzentrum, von welchem diejenigen Nerven entspringen, deren zentrifugal fortgepflanzte Thätigkeitszustände in irgend welcher Weise die Kongestion in beiden Organen hervorbringen, das sind also die gefäfsdilatierenden Nerven des Uterus und Eierstocks. Die in letzterem erzeugten sensibeln Reize sind an sich so schwach, dafs jeder derselben für sich allein den Reflex im Rückenmark nicht auszulösen vermag; um dies zu können, müssen sie eine zeitlang sich summieren, wie auch in andern Fällen von Reflexen eine solche oft langsam wachsende Summierung wiederholter schwacher sensibler Reize erforderlich ist, um die Entladung des Reflexes zu bewirken. Bei der Stetigkeit, mit welcher unter gewöhnlichen Verhältnissen der Wachstumsprozefs im Ovarium jedenfalls fortschreitet, ist es begreiflich, dafs die Zeit, welche das Anschwellen des Reizes zur wirksamen Stärke jedesmal in Anspruch nimmt, wenigstens annähernd dieselbe bleibt, und daher dann die Konstanz der Menstruations- und Eilösungsperioden. Es erklärt sich aus dieser Anschauung ferner, dafs nicht notwendig bei jeder Menstruationsblutung auch eine Eilösung stattfindet, wenn z. B. bei dem

[1] NUMANN, *Tijdschrift voor natuurl. geschied. en Physiol.* 1838. Deel IV. Tf. 3 u. 4.

Eintritt der Kongestion gerade kein Follikel denjenigen hohen Grad von Reife besitzt, bei welchem ihn die Kongestion zum Bersten bringen könnte.

Den Verhältnissen der Brunst bei den Tieren eine ausführliche Betrachtung zu widmen, ist hier nicht der Ort, einige allgemeine Bemerkungen indessen sind nicht zu umgehen. Man wird kaum umhin können, die tierische Brunst der Menstruation des menschlichen Weibes zu parallelisieren. In beiden Fällen handelt es sich um eine von den Keimdrüsen ausgehende Erregung welche sich alsbald auch auf die übrigen Geschlechtsorgane ausbreitet und vermöge ihrer Übertragung auf das Zentralnervensystem bei Tieren zur zügellosen Entfesselung des Geschlechtstriebs führt. Ob letzterer der vollständigen Eireife und Eilösung vorangeht, wie bei den Fledermäusen[1], oder mit derselben mehr oder weniger zusammenfällt, wie bei den Wiederkäuern, Hunden und Kaninchen[2], ist für die vergleichsweise Betrachtung von Menstruation und Brunst ebenso unwesentlich, wie der Umstand, dafs die geschlechtliche Erregung beim Tiere triebartig zur Zeit der Eireifung hervorbricht, während sie beim Menschen durch die höhere psychische Entwickelung gebändigt und gehemmt wird. Bei der Mehrzahl der Tiere werden gröfsere Mengen von Eiern auf einmal gelöst, wenn auch dafür die Brunst in längeren Intervallen, meist nur einmal jährlich, wiederkehrt. Eine Menstrualblutung kommt nur bei den Säugetieren, und auch hier nur andeutungsweise vor. Längst bekannt ist sie bei Affen. POUCHET[3] ist es, welcher dieses interessante Faktum genauer untersucht hat; er beobachtete bei Hunden, Katzen, Kühen, Schweinen, Kaninchen, Meerschweinchen eine deutliche, wenn auch noch so spärliche Blutausschwitzung zur Zeit der Brunst (bisweilen liefs sich der Blutgehalt des Vaginalschleims nur unter dem Mikroskop nachweisen), er fand ferner dieselbe Kongestion, dieselben vorbereitenden Veränderungen der Uterinschleimhaut, wie beim menschlichen Weibe. Letztere ist auch bei den Tieren die Quelle des Menstrualbluts. BISCHOFF sucht sie zwar in der Schleimhaut der Scheide, des Muttermunds und Mutterhalses, weil er bei Hündinnen auch nach der Unterbindung der Uterushörner Blutabgang beobachtete; allein er hat nicht erwiesen, dafs die Schleimhaut der letzteren kein Blut ausschwitzt. Die Ursachen der selteneren Wiederkehr der Brunst bei den Tieren im allgemeinen und der speziell bei den einzelnen Arten zu beobachtenden zeitlichen Verhältnisse hat LEUCKART[4] in trefflicher Weise auf dieselben ökonomischen Verhältnisse des Haushalts zurückzuführen gesucht, aus denen er die Differenzen der Fruchtbarkeit so scharfsichtig erläutert hat. Die Grundlage seiner Betrachtungen ist der schon öfter hervorgehobene Satz, dafs das Zeugungsmaterial ein Überschufs des individuellen Haushalts ist. Von diesem Gesichtspunkt aus erklärt sich die Thatsache, dafs bei allen Tieren die Brunst in diejenige Zeit fällt, in welcher sich die Verhältnisse der Einnahmen gegen die Ausgaben am günstigsten gestalten. Das allgemeine Hochzeitsfest ist der Frühling, in welchem für die Mehrzahl der Tiere die erwachende Natur neue und reichliche Nahrungsquellen eröffnet, während gleichzeitig gewisse Ausgaben des individuellen Haushalts verringert werden. Bei sehr wenigen Tieren fällt die Brunst in den Winter, und zwar bei solchen, welche erwiesenermafsen wirklich in dieser Jahreszeit ihre reichlichste Nahrung finden, oder bei denen der Erwerb sich in allen Jahreszeiten nahezu gleich gestaltet, wie dies für manche im Wasser lebenden Tiere zutrifft. Bei manchen Tieren fällt die Brunst in den zeitigen, bei

---

[1] ED. v. BENEDEN, *Bulletin de l' Acad. royale de Belgique.* 2. Série. 1875. T. XI., u. *Arch. de biologie.* 1880. Vol. I. p. 551 (561). — BENECKE, *Zool. Anzeiger.* 1879. — EIMER, ebenda. — FRIES, *Nachrichten d. Göttinger Univ.* u. s. w. 1879.

[2] BISCHOFF, a. a. O. — WEIL, *Wiener med. Jahrb.* 1873. p. 18.

[3] POUCHET, *Théorie posit. de l' ovulation spont. et de la fécondation.* Paris 1842. p. 256.

[4] LEUCKART, a. a. O. p. 860.

andern erst in den späteren Frühling, oder gar erst in den Sommer, jenachdem z. B. die Hauptvegetationszeit der Pflanze, welche ihre beste Nahrung bildet, früher oder später fällt. Bei manchen Säugetieren fällt die Brunst und die Begattung zwar noch in das Ende des Winters, die Trächtigkeit und Brutpflege dagegen, welche ungleich mehr Material beansprucht als die Produktion der wenigen kleinen Eichen, in den Frühling. Bei den Wiederkäuern tritt die Brunst erst gegen Ende des Sommers ein, weil dieselben, nachdem sie den Winter über aus Mangel an frischen Vegetabilien gedarbt haben, im Frühling zunächst ihren eignen Körper restaurieren müssen, bevor sie an die Erübrigung des Zeugungsmaterials gehen können. Bei den Landfröschen (*Rana temporaria*), welche sich unmittelbar nach dem Erwachen aus dem Winterschlafe in den Monaten April und Mai begatten, beginnt die neue Samen- und Eibildung wenige Monate später im Juni oder Juli und ist nahezu vollendet zur Zeit des besten Ernährungsstands im September.[1] Über das Verhalten des Wasserfrosches (*Rana esculenta*) fehlen noch genaue Angaben. Sicher ist, dafs bereits im Februar Hodenkanälchen und Ausführungsgänge voller reifer Samenfäden sind. Weniger weit als bei den Landfröschen ist nur die Entwickelung der Eier gediehen. In südlichen Klimaten, wo die nahrungsbringende Jahreszeit weit früher als in nördlichen eintritt, tritt auch die Brunst weit früher ein. Die Zahl der jährlichen Brunsten, die Häufigkeit der Wiederkehr der erhöhten Keimdrüsenthätigkeit, welche sehr verschieden bei verschiedenen Tieren ist, läfst sich ebenfalls auf ökonomische Ursachen leicht zurückführen. Wo die günstigen Ernährungsverhältnisse das ganze Jahr oder wenigstens Frühling, Sommer und Herbst fortdauern, kann sich die Brunst öfter wiederholen, wenn nicht die Gröfse der Ausgaben, die Menge des bei der ersten Brunst produzierten Bildungsmaterials, den Haushalt für längere Zeit erschöpft hat. Die gute reichliche Ernährung unsrer Haustiere vermehrt die Zahl der jährlichen Brunsten, ja sie kann sogar, wie bei den Legehühnern, eine Art ununterbrochener Brunst zustande bringen. Bei vielen niederen Tieren kommt überhaupt nur eine einzige Brunst, eine einmalige Vollführung der Zeugungsgeschäfte, auf ein individuelles Leben, der Organismus vergeht, wenn er seine Pflichten für das Leben der Gattung erfüllt hat. Wie alle monokarpischen Pflanzen, manche erst nach langem, hundertjährigem Bestehen, mit der ersten und letzten Erfüllung der Zeugungsaufgabe ihr Leben beschliefsen, so stirbt auch die Eintagsfliege, nachdem sie Jahre lang in nicht zeugungsfähigem Larvenzustande gelebt, und die wenigen Stunden, für welche sie die vollendete Form angenommen, fast ausschliefslich dem Zeugungsgeschäft gewidmet hat, mit Erledigung desselben.

Endlich haben wir noch eines Verhältnisses zu gedenken, auf welches man einen Einwand gegen die übereinstimmende physiologische Bedeutung von tierischer Brunst und menschlicher Menstruation gründen zu können gemeint hat. Für die überwiegende Mehrzahl der Tiere war längst erwiesen, dafs nur während der Brunstperiode Eier in den Keimdrüsen gereift und gelöst werden, dafs nur diese spontan gelösten Eier bei stattfindender äufserer oder innerer Befruchtung zu Nachkommen sich entwickeln, und dafs nicht aufserdem auch der Begattungsakt als solcher schon eine Lösung von Eiern herbeiführen kann. Von allen jenen Tierarten, bei welchen die Befruchtung aufserhalb des weiblichen Organismus geschieht, verstand sich dies von selbst. Das Mittel, durch welches die rechtzeitige Befruchtung der zeitweilig ohne Zuthun der männlichen Individuen gelösten Eier

---

[1] GRUENHAGEN, *Ctrbl. f. d. med. Wiss.* 1885. p. 737.

gesichert ist, zeigt sich offenbar in der Einrichtung, dafs bei allen Tieren auch die männlichen Individuen einer periodischen Brunst unterworfen sind, d. h. dafs auch die Thätigkeit der männlichen Keimdrüsen nur zu bestimmten Zeiten und zwar genau zu denselben Zeiten, in welche die weibliche Brunst fällt, eintritt, dafs ferner beide Klassen von Individuen durch „Instinkt" getrieben werden, für das Zusammentreffen der beiderseits spontan entwickelten und gelösten Zeugungsstoffe unter geeigneten Verhältnissen zu sorgen. Wesentlich verschieden verlaufen die entsprechenden Vorgänge beim Menschen. Der Mann zeigt keine durch Perioden der Ruhe unterbrochene Thätigkeit seiner Geschlechtsdrüsen, keine mit der weiblichen Menstruation zeitlich koinzidierende periodische Brunst; es ist vielmehr durch zahlreiche Beobachtungen festgestellt, dafs einerseits der Mann fortwährend reifen Samen sezerniert, daher zu jeder Zeit eine fruchtbare Begattung vollführen kann, dafs aber auch anderseits das menschliche Weib, trotz der Periodizität ihres Geschlechtslebens, zu allen Zeiten, nicht blofs während der Menstruation, sondern auch während der ganzen Menstruationspause infolge einer Begattung schwanger werden kann. Hieraus folgerten einige, dafs beim Menschen abweichend vom Tiere nicht allein die spontane periodische Thätigkeitsäufserung der Keimdrüsen, welche unter andern Erscheinungen auch die Menstrualblutung bedingt, sondern häufig, vielleicht in der Regel, unabhängig von ihr, der Akt der Begattung die Lösung desjenigen Eichens, welches der eingeführte Same befruchte, vermittle. Eine solche nicht spontane, durch die Begattung bewirkte Eilösung ist indessen nichts weniger als erwiesen; im Gegenteil ist im höchsten Grade wahrscheinlich, dafs unter allen Umständen auch beim Menschen allein die durch den Reifungsvorgang spontan gelösten Eichen befruchtet werden, auch in denjenigen Fällen, in denen die wirksame Begattung gerade in der Mitte eines Menstruationsintervalls stattgefunden hat. Die Gründe, auf welchen diese namentlich von BISCHOFF vertretene Behauptung beruht, sollen bei der Lehre von der Befruchtung erörtert werden.

§ 170.

Schicksale der gelösten Eichen. Die Bestimmung der periodisch aus ihren Bildungsstätten befreiten Eichen unter Beihilfe des Samens sich zu einem neuen Individuum zu entwickeln wird durchaus nicht von allen wirklich erfüllt. Die relative Zahl der wirklich zur vollen Entwickelung gelangenden Keime ist, wie schon bei der Lehre von den Fruchtbarkeitsverhältnissen berührt wurde, bei verschiedenen Tieren sehr verschieden, bei jeder einzelnen Art

je nach den wechselnden äufseren Umständen in weiten Grenzen schwankend. Bei einigen Tierarten werden regelmäfsig alle Eichen befruchtet und dadurch zur Umbildung in ein neues Individuum befähigt, bei andern geht die Mehrzahl der Keime, ohne ihre physiologische Aufgabe zu lösen, zu Grunde, sei es, dafs die Eichen überhaupt nicht oder nicht unter den geeigneten Verhältnissen mit dem männlichen Geschlechtsstoff in Berührung gekommen sind, sei es, dafs sie zwar befruchtet, aber nicht in die zur normalen Entwickelung notwendigen äufseren Verhältnisse gebracht wurden. Bei dem menschlichen Weibe liefert die Keimdrüse 35 Jahre lang wahrscheinlich alle vier Wochen ein entwickelungsfähiges Ei, und doch kommt bei einer grofsen Anzahl von Individuen kein einziges derselben, bei andern nur 1—6 zur Entwickelung, die Produktion von 12 Nachkommen gilt bereits als ein seltenes Extrem. Die Schicksale der Eichen hängen demnach vor allem davon ab, ob sie mit Samen in wirksame Berührung kommen oder nicht. Die vollständige Lebensgeschichte des befruchteten Eichens soll in einem kurzen Abrifs der Entwickelungsgeschichte dargestellt werden: hier wollen wir die Schicksale des unbefruchteten Eies, welche es bis zu einer gewissen Grenze mit dem befruchteten gemein hat, erörtern.

Bei den niederen Tieren, bei welchen Keimdrüse und Eileiter einen kontinuierlichen hohlen Schlauch bilden, ist für die fertigen Eichen ein unverfehlbarer Weg zum Fortrücken nach ihrem Bestimmungsort gegeben, sei es nun, dafs die Fortbewegung einfach durch das Nachrücken der im hinteren Ende des Schlauchs neugebildeten Elemente oder durch aktive Kontraktionen der Wandungen des Schlauchs bewerkstelligt wird. Eine gleiche Kontinuität des Wegs, welchen das Ei nach seiner Lösung zurückzulegen hat, findet sich unter den Wirbeltieren nur bei den Knochenfischen; bei allen übrigen, gleichviel ob ihre Eierstöcke solid oder hohl sind und ob demnach die gelösten Eichen auf die äufsere Oberfläche oder in die innere Höhle der Ovarien gelangen, begegnen wir dem eigentümlichen, bei keiner andren Drüse vorkommenden Verhältnis, dafs der Ausführungsgang der Keimdrüse, der Eileiter, mit derselben in keiner anatomischen Verbindung steht, sondern mehr oder weniger entfernt von ihr mit einer freien Mündung beginnt. Es fragt sich, wie bei diesem anscheinend unzweckmäfsigen Verhältnis die Aufnahme der Eichen in den Eileiter zustandekommt, wie eine Verirrung der Eichen in die Bauchhöhle, welche um so leichter möglich erscheint, je kleiner die Eichen sind, je entfernter die Mündung der Tuba vom Ovarium ist, vermieden wird. Bei einigen Tieren unterliegt es keinem Zweifel, dafs das Eichen nach seinem Austritt aus dem Follikel, um die Tuba zu erreichen, eine Strecke weit die freie Bauchhöhle durchwandern mufs, dies gilt für alle diejenigen Tiere, bei welchen das Ende der Tuba in einiger Entfernung vom Eierstock unbeweglich befestigt ist. Wie unter so erschwerten Umständen

die Einhaltung des richtigen Wegs gesichert wird, welche Kräfte das Eichen auf dieser freien Zwischenbahn bewegen und leiten, darüber haben wir wenigstens für den Frosch durch THIRY[1] einen interessanten Aufschlufs erhalten. Er fand bei demselben auf dem Peritoneum mehrfache gegen die weit vom Eierstock entfernten Eileitermündungen konvergierende Streifen von Flimmerepithel und zeigte, dafs dasselbe in der That kleine aufgestreute Partikelchen mit Kraft den Eileitermündungen zutreibt. Bei denjenigen Tieren dagegen, bei welchen, wie auch beim Menschen, das Ende der Tuba freibeweglich ist und unter Umständen also zum Ovarium hinbewegt werden kann, hat man, auf direkte Beobachtungen gestützt, allgemein angenommen, dafs zur Zeit der Eilösung die Mündung der Tuba an das Ovarium sich anlegt, und zwar regelmäfsig den reifen zur Berstung sich vorbereitenden Follikel so umfafst, dafs das austretende Eichen notwendig in sie hineingelangen mufs. Diese Beobachtung ist bei Vögeln sehr häufig wiederholt; HALLER, GENDRIN, RACIBORSKY, LAEHR haben dieselbe aber auch in einzelnen Fällen bei Frauen, welche während oder kurz nach der Menstruation, oder auch unmittelbar nach dem Koitus gestorben waren, bestätigt. Welche Kräfte führen die Mündung des Eileiters jedesmal zur richtigen Zeit an das Ovarium und jedesmal gerade an denjenigen Follikel, welcher im Begriffe steht, sich seines Eies zu entledigen? Das Vorhandensein einer beträchtlichen Muskelschicht in den Eileiterwandungen läfst zwar an eine aktive Bewegung denken, allein bei näherer Betrachtung erscheint diese Vermutung doch kaum haltbar; es ist nicht einzusehen, wie die gleichförmig am ganzen Eileiter verteilten Muskeln gerade jene einseitige Bewegung des Endes hervorbringen sollen. Weit plausibler schien die zuerst von HALLER aufgestellte Hypothese, dafs die Bewegung der Tuba und ihr längeres Anhaften am Ovarium auf einer Art von Erektion, einer durch Blutüberfüllung hervorgebrachten Formveränderung beruhe; es sprach dafür die Thatsache, dafs zur Zeit der Brunst die Gefäfse der Tuba in gleichem Kongestionszustand, wie die des übrigen Generationsapparats, angetroffen werden. Allein es ist durch direkte Beobachtungen die fragliche Form- und Lageveränderung der Tuba als Folge der Blutstauung oder künstlichen Injektion nicht dargethan. Nach ROUGET sind es Bündel glatter Muskelfasern, welche, im Mesovarium zwischen Eierstock und Tubamündung ausgespannt, bei ihrer Kontraktion die Tubamündung an das Ovarium heranziehen und daran angelegt erhalten. Diese Bündel sind ein Teil derjenigen Faserzüge, welche nach ROUGETS oben besprochener Theorie durch ihre während jeder Menstruationsepoche

---

[1] THIRY, *Göttinger Nachr.* 1862. No. 10. p. 171. — Vgl. ferner DOGIEL u. SCHWEIGGER-SEIDEL, *Arb. a. d. physiol. Anst. zu Leipzig.* 1866. p. 68. — E. NEUMANN, *Arch. f. mikrosk. Anat.* 1875. Bd. IX. p. 357.

eintretende anhaltende Kontraktion die Blutstauung im Uterus und den Ovarien, die „Erektion“ dieser Organe, und dadurch in ersterem die menstruale Blutung, in letzteren die Lösung der Eichen hervorbringen sollen. Schließlich ist die Annahme, daſs die Tubamündung sich faktisch an den Eierstock zur Eilösungszeit anlege, wieder von mehreren Autoren verlassen[1] und auch für den Menschen eine freie Überwanderung des Eies durch die Bauchhöhle behauptet worden, ja einzelne glauben sogar, daſs unter Umständen ein Ei des rechten Eierstocks durch die Bauchhöhle in die linke Tuba gelangen könne. HENLE[2] beschreibt an dem freien Rand der Bauchhautfalte, in welche Tuba und Eierstock eingeschoben sind, ähnliche Fimbrien, wie an der Tubamündung selbst, und fand diese Fimbrien besetzt mit Flimmerepithel, welchem er die Aufgabe das Eichen überzuschieben und zu leiten zuschreibt. Die Möglichkeit der Verirrung wird nach ihm dadurch verringert, daſs ringsherum die Eingeweide liegen, welche nur schmale Spalten als Weg für das Ei lassen. Jedenfalls ist letzterer Umstand allein genügend, solche Annahmen, wie die von KEHRER[3], daſs das Eichen beim Platzen des Follikels direkt in die Tuba hineingeschleudert werde, zu widerlegen. Eine sichere Entscheidung, wer Recht hat, wird für den Menschen aus begreiflichen Ursachen schwer zu erlangen sein.

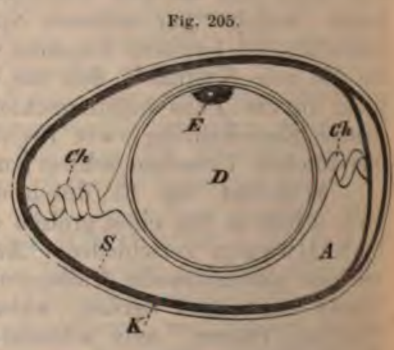
Während das Ei durch den Eileiterkanal vorwärts bewegt wird, erhält es bei einer groſsen Anzahl von Tieren accessorische Umhüllungen verschiedener Art, bald festere Schutzhüllen, bald weichere albuminreiche Auflagerungen, welche mit dem Namen Albumen bezeichnet werden, während die ersteren teils den Namen Chorion führen, teils schlechtweg Eischalen genannt werden. Wir müssen es der vergleichenden Anatomie überlassen, die Art und Beschaffenheit der Zuthaten des Eileiters durch die ganze Tierreihe zu verfolgen. Bei der Mehrzahl der Säugetiere bleibt das Eichen im Eileiter völlig nackt, auf seine ursprüngliche Hülle, die Zona, beschränkt, nur beim Kaninchenei[4] findet eine ziemlich mächtige Ablagerung eines festweichen Albumens in konzentrischen Schichten statt, welches indessen bald wieder verschwindet, wahrscheinlich, indem es, ins Innere des Eies aufgenommen, als Baumaterial verwertet wird. Der als *discus proligerus* bezeichnete Zellenmantel, welcher dem Eichen der Säugetiere bei seinem Austritt aus dem Follikel anhaftet, schwindet im Eileiter rasch und ist völlig aufgelöst, wenn die Eiweiſsablagerung auf die nackte Zona beginnt. Ob beim Menschen etwas Ähnliches stattfindet, wissen wir nicht. Besonderer Schutzhüllen kann das Säugetierei füglich

---

[1] Vgl. PINNER, *Arch. f. Physiol.* 1880. p. 241.
[2] HENLE, *Hdb. der system. Anat.* Braunschweig 1873—75. 2. Aufl. Bd. II. p. 489 u. fg.
[3] KEHRER, *Ztschr. f. rat. Med.* 1863. III. R. Bd. XX. p. 19.
[4] BISCHOFF, *Entwicklungsgesch. des Kaninchenei es.* Taf. II—VII. — WEIL, *Wiener medic. Jahrb.* 1873. p. 18.

entbehren, da es nicht an die Aufsenwelt tritt, sondern der sicheren Behausung des Uterus übergeben wird, auf dem Wege dahin aber durch seine Zona vor Schädigungen hinlänglich gewahrt ist; an Stelle der als Nahrungsreservefonds beigegebenen Eiweifsumlagerung tritt bei den Säugetieren aber der Uterus, in welchem das Eichen, noch ehe sein Dottervorrat verbraucht ist, bereits von den mütterlichen Blutgefäfsen aus die erforderliche Zufuhr empfängt. Beide Arten accessorischer Eileiterhüllen finden sich in ausgezeichneter Weise bekanntlich bei den Vögeln, deren Ei überhaupt unter allen Tieren relativ und absolut die gröfste Mitgift erhält. Nicht allein das als Nahrungsdotter bezeichnete Material wird demselben an die Aufsenwelt mitgegeben, sondern der Eileiter fügt dazu noch eine erhebliche Masse eiweifsreicher Flüssigkeit und eine derbe, äufserlich durch Kalksalze erhärtete Schutzhülle. Das Albumen der Vogeleier ist keine homogene Masse, sondern besteht aus mehrfachen Schichten von verschiedener Konsistenz; die festesten umhüllen unmittelbar die gelbe Dotterkugel *D* (mit dem Bildungsdotter *E*) und gehen von zwei diametral gegenüberliegenden Punkten derselben als spiralig, der eine rechts, der andre links, gewundene Stränge *Ch*, die sogenannten Chalazen oder Hagelschnüre, der eine nach dem spitzen, der andre nach dem stumpfen Pol der äufseren Schale.

Fig. 205.



Die Chalazen drehen sich während der Bebrütung allmählich auf, wozu sie infolge ihrer entgegengesetzten Windungsrichtungen sehr geneigt sind. Durch diese Aufdrehung wird es dem Dotter möglich, seinem spezifischen Gewicht zu folgen und zu dem obersten Punkt der Schale, dem der Brutwärme des Vogelkörpers zunächst ausgesetzten Ort, aufzusteigen. Ebenfalls durch die spezifischen Gewichtsverhältnisse wird es bedingt, dafs stets der Hahnentritt, d. i. also der Bildungsdotter *E*, den obersten Punkt des gelben Dotters bildet, mithin die zu seiner Entwickelung notwendige Wärme, wenigstens bei dem natürlichen Ausbrüten, aus erster Hand empfängt.

Die Entstehung der Chalazen erklärt sich auf folgende Weise. Das Albumen wird bei den Vögeln von zahlreichen kleinen keulenförmigen Drüschen abgesondert, welche in der Schleimhaut des Eileiters in spiralig verlaufenden Falten hintereinander geordnet sind. Das ursprünglich feinkörnig getrübte Sekret derselben überzieht die Schleimhautoberfläche als kontinuierliche Schicht, die aus dem Follikel in den Eileiter gelangte Dotterkugel rollt, indem sie durch die spiralig gestellten Falten selbst genötigt wird sich in Spiraltouren fortzubewegen, jene Schicht spiralig um sich auf; die über den Polen des Eies zusammengedrehten Teile der Eiweifsschicht bilden

lie Chalazen. Später lagert sich noch mehr Albumen *A* von g
ingerer Konsistenz auf diesem ersten Niederschlage ab, und schlie
ich, nachdem sich um den ganzen Eiweifsmantel noch als zwei
Hülle die sogenannte Schalenhaut *S* (*membrana testae*), eine derb
ius faserigem Gewebe bestehende Membran abgeschieden hat, ende
lie Reihe der Ablagerungen mit der Absonderung einer äufsersten
iarten, brüchigen Kalkschale *K*. Der Ursprung der Schalenhaut
var lange Zeit ein Rätsel, bis H. MECKEL[1] zeigte, dafs dieselbe
iichts Andres als ein abgelöstes Stück der Eileiter-(Uterin-)
Schleimhaut, also ein vollständiges Analogon der eigentümlichen,
ils *membrana decidua* bekannten Umhüllung ist, welche, wie später
genauer dargelegt werden soll, das menschliche Ei während seiner
Entwickelung im Uterus erhält. Den Beweis für seine Auffassung
entnimmt MECKEL teils der mikroskopischen Struktur, indem er in
lem faserigen Grundgewebe der Membran Reste von Blutgefäfsen
ind zahlreiche Poren als Reste der Eiweifsdrüschen fand (gleich wie
lie menschliche Decidua Poren als Reste der Uterindrüsen führt),
eils dem Umstande, dafs bei jeder Henne, welche ein mit Schalen-
iaut versehenes Ei trägt, an einer scharf begrenzten ringförmigen
Stelle des Eileiters ein Schleimhautverlust deutlich nachweisbar ist.[2]
Die Bildung der Kalkschale erfolgt im untersten Ende des Eileiters,
vo kleine traubige Drüschen die hauptsächlich aus kohlensaurem
Kalk bestehende erhärtende Masse liefern.

Das Eieralbumin der verschiedenen Vogelgattungen ist kein Stoff von
nveränderlichem chemischen Charakter. Bei der einen Vogelart sehen wir
sselbe durch Siedehitze ein weifses undurchsichtiges, bei der andren ein glas-
nlich klares Gerinnsel bilden, und zwar findet man nach den interessanten
obachtungen TARCHANOFFS[3] die erste Albuminform durchgängig bei solchen
gelarten, deren Junge gleich nach dem Ausschlüpfen aus dem Ei flügge
rden, den sogenannten Nestflüchtern, zu welchen z. B. auch unser Haus-
n gehört, die zweite bei solchen, deren Junge nackt aus dem Ei hervor-
chen und erst längere Zeit von den Eltern gefüttert werden müssen, bevor
das Nest verlassen können, den sogenannten Nesthockern, für welche die
valben, Singvögel u. s. w. geeignete Beispiele abgeben. Da das Albumin
Nesthocker, TARCHANOFFS Tataeiweifs, infolge einer nicht genau bestimm-
Einwirkung des Eidotters während der Bebrütung allmählich die Eigen-
ten des Nestflüchteralbumins annimmt, so ist es als eine unentwickeltere
ufe des letzteren anzusehen.

Die chemische Analyse des Hühnereialbumens hat zu folgenden Ergeb-
geführt. Es enthält dasselbe nach LEHMANN[4] durchschnittlich 13,316 %
Bestandteile, darunter 12 % an Natron gebundenes Albumin, von andern
chen Bestandteilen geringe Mengen Fette und etwa 0,5 % Zucker. Unter
neralbestandteilen finden sich vorwiegend vertreten, die Chloralkalien,
ar namentlich Chlornatrium, aufserdem begegnet man geringen Mengen
sphorsäure, hauptsächlich an Kalk- und Talkerde gebunden, Spuren

---

[1] MECKEL, *Ztschr. f. wiss. Zool.* 1851. Bd. III. p. 420.
[2] bweichende, obschon nirgends acceptierte Anschauungen s. bei LEUCKART, a. a. O. p. 894
, *Ztschr. f. wiss. Zool.* 1865. Bd. XV. p. 1.
[3] ARCHANOFF, PFLUEGERS *Arch.* 1884. Bd. XXXIII. p. 303.
[4] HMANN, *Lehrb. d. physiol. Chem.* 1852. Bd. II. p. 311.

von Eisenoxyd und kohlensauren Alkalien. Das Vorherrschen des Natron über die Kalisalze, der Chlorverbindungen über die Phosphate, dem Dotter gegenüber, in welchem das umgekehrte Verhältnis besteht, erinnert an dem gleichen Gegensatz, welchen die Mineralsalze des Blutplasmas denjenigen der Blutzellen gegenüber besitzen. Die Zusammensetzung des Albumens weist unzweideutig auf seine Bestimmung hin als Ernährungsmaterial für den Embryo verbraucht zu werden.

Die Fortbewegung des Eichens durch den Eileiter geschieht wahrscheinlich überall, wo die Eileiterwände mit Muskelfasern ausgerüstet sind, durch diese auf gleiche Weise wie z. B. die Fortbewegung des Darminhalts durch peristaltische Bewegungen der Darmwände. Wo so umfangreiche Gebilde fortzuschieben sind, wie bei den Vögeln, bleibt gar keine andere haltbare Annahme übrig. Bei den kleinen Eichen des Menschen und der Säugetiere dagegen hat man die Verwendung der Muskeln zur Fortbewegung in Zweifel gezogen, und zwar erstens, weil, wie wir sehen werden, an den Eileitern peristaltische Kontraktionen direkt beobachtet worden sind, deren Richtung dem Wege des Eichens entgegengesetzt ist, zweitens, weil bei manchen Säugetieren das Ei so aufserordentlich langsam in der Tuba vorrückt, erst nach 6 Tagen und später im Uterus anlangt. Indessen sind dies keine stichhaltigen Gegengründe, da erstens, wie beim Darm peristaltische Bewegungen in zwei entgegengesetzten Richtungen möglich sind, zweitens das langsame Vorrücken sich vielleicht dadurch erklärt, dafs die Kontraktionen nur periodisch eintreten und jedesmal das Eichen nur um eine kleine Strecke weiter schieben. Als fernere Beförderungsursachen des Eichens im Eileiter der Säugetiere und Menschen sind noch angesprochen worden, besonders mit Hinblick auf die von Thiry (s. o. p. 532) entdeckte Einrichtung des Froschperitoneums, die flimmernden Epithelzellen der Tubenschleimhaut, und endlich hat man sogar für die gesuchte Triebkraft einen beständigen Flüssigkeitsstrom verantwortlich gemacht,[1] durch welchen das lymphatische Transsudat der Bauchhöhle unaufhörlich aus letzterer heraus durch die Tuben in die Uterinhöhle hinabbefördert wird und unter Umständen auch das Eichen hinabgeschwemmt werden könnte.

Während nun das Eichen die eben beschriebenen äufseren Veränderungen erleidet, gehen auch in seinem Inneren nach dem Austritt aus dem Follikel Veränderungen vor sich, gleichviel ob es mit Samen auf seinem Wege durch den Eileiter zusammengetroffen ist oder nicht. Fassen wir zunächst das Säugetierei ins Auge, so läfst sich darüber folgendes sagen. Der Eizelleninhalt beginnt selbständig die Reihe derjenigen Umgestaltungen, welche bei vollständiger Durchführung mit der Vollendung des Embryo abschliefsen, vermag dieselben aber ohne Mithilfe des Samens nicht über die ersten Anfänge

---

[1] Pinner, *Arch. f. Physiol.* 1880. p. 241.

hinauszuführen; das unbefruchtete Eichen geht auf eine noch nicht näher beobachtete Weise zu Grunde, bevor es noch zur Anlage des Embryo selbst gekommen ist. Wir verdanken den Nachweis des spontanen, von der Befruchtung unabhängigen, wie es scheint, durch die Reife des Eies selbst bedingten Eintritts der Entwickelungsvorgänge BISCHOFFS[1] trefflichen Forschungen. Warum diese Bildungsthätigkeit, aufser in jenen Ausnahmefällen, wo wahre Parthenogenesis stattfindet, ohne Zutritt von Samen ihr normales Ziel nicht erreichen kann, sondern in den ersten Stadien erlischt, worin die zur Fortsetzung anregende Einwirkung des Samens bestehe, wissen wir nicht. Die fraglichen Umgestaltungen der Eizelle selbst wollen wir nicht hier, sondern in der Lehre von der Entwickelung, wo wir sie bis zu Ende verfolgen, im Zusammenhang erörtern, daher nur andeutungsweise so viel, dafs unmittelbar nach dem Austritt des Eichens aus dem Follikel die Dottermasse sich um einen zentralen Kern als selbständige Zelle konstituiert und nun eine mit dem Namen Furchungsprozefs bezeichnete Vermehrung der einfachen Zelle durch fortschreitende Teilung beginnt. Weiter als bis zu den ersten Stadien dieser Dotterzerklüftung pflegt das unbefruchtete Ei nicht vorzurücken, es geht zu Grunde, lange bevor dieselbe mit der Bildung einer geordneten Masse kleiner Zellen, der Bausteine des Embryo, ihr Ende erreicht hat.

§ 171.

Revolution des menschlichen Weibes. Im 49.—50. ebensjahre verliert die Frau ihre Funktionsfähigkeit im Haushalt r Gattung, sie wird zur Matrone. Der Eierstock stellt seine pedische Thätigkeit ein, und damit sind alle übrigen geschlechthen Einrichtungen und Thätigkeiten unnütz geworden; wie die te Menstruation das Signal der eingetretenen Geschlechtsreife war, bezeichnet der letzte Blutabgang aus den Genitalien die letzte sung, das Ende des Geschlechtslebens. Die Veränderungen des nismus in dieser Revolutionsepoche sind nicht so auffallend als der geschlechtlichen Evolutionsepoche; eine Menge in letzterer Ausbildung gekommener geschlechtlicher Eigentümlichkeiten ern sich unverändert, auch nachdem sie wertlos geworden sind, um Ende des individuellen Lebens fort. So behält das weib- Becken seine Form, es verbleiben die beschriebenen rela- Gröfsenverhältnisse der einzelnen Körperabteilungen, der Kehl- ehält seine kleinen Dimensionen u. s. w. Indessen gibt sich die te Aktivität doch deutlich genug besonders in den eigentlichen

[1] BISCHOFF, *Beweis d. von d. Begattung unabhängigen Reifung* u. s. w.

Geschlechtsapparaten, vor allem den Keimdrüsen, durch den Niedergang ihrer Ernährung zu erkennen. Die Ovarien verkümmern, schrumpfen zusammen, zeigen keine hervorragenden prall gefüllten Follikel mehr, auch die im Inneren noch vorhandenen Follikelanlagen gehen bald zu Grunde. Nicht selten nimmt die Rückbildung einen pathologischen Charakter an: die Follikel verwandeln sich in Cysten, welche zuweilen eine enorme Gröſse erreichen. Auch der Uterus wird kleiner, fester, seine Schleimhaut zeigt keine deutlichen Drüsen mehr; wie in den Ovarien, so treten auch im Uterus zuweilen pathologische Neubildungen, Fibroide oder Karzinome, in dieser Epoche auf. Die äuſseren Genitalien atrophieren ebenfalls in gewissem Grade; das Fettpolster der groſsen Schamlippen schwindet, sie werden schlaff und klaffen auseinander, die Schamhaare fallen aus, die Scheide wird bisweilen der Sitz profuser Schleimabsonderungen, die Brüste verlieren ihre Fülle und Rundung infolge der Schrumpfung der Milchdrüsen, wenn diese nicht durch übermäſsige Fettablagerung kompensiert wird; und werden ebenfalls nicht selten von karzinomatösen Wucherungen ergriffen. Selbst dem Gesicht prägt sich schnell nach dem Aufhören der Zeugungsfähigkeit der Habitus der Matrone auf. In welcher Weise der Stoffwechsel Modifikationen erleidet, ist noch nicht mit befriedigender Schärfe ermittelt; daſs für denselben der Wegfall der Zeugungsausgaben aus dem Budget nicht indifferent ist, versteht sich von selbst und spricht sich deutlich in der bekannten Erfahrung aus, daſs in den klimakterischen Jahren (so bezeichnet man auch die Zeit der Revolution) häufig allgemeine „dyskrasische“ Leiden auftreten, oder, wenn sie schon früher vorhanden waren und während des Geschlechtslebens geschlummert hatten, mit gröſserer Heftigkeit wieder hervorbrechen. Besonders ist es die Tuberkulose, welche, in der Periode der Geschlechtsthätigkeit in Schranken gehalten, nach dem Erlöschen derselben mit verdoppelter Schnelligkeit ihre verderblichen Fortschritte macht. Daſs ebenfalls häufig genug krebsige Dyskrasie sich ausbildet und mit besonderer Vorliebe in den invalid gewordenen Generationsapparaten ihren Herd aufschlägt, wurde schon angedeutet.

DRITTES KAPITEL.

VOM MÄNNLICHEN GESCHLECHT.

DER SAMEN.

§ 172.

Morphologie des Samens. Das männliche Geschlecht wird charakterisiert durch den Besitz des Samens, *sperma*, d. h. desjenigen spezifischen Drüsensekrets, welches bei Berührung mit einem reifen Ei eines weiblichen Individuums gleicher Art und nach Zumischung zu dem Dotter dieses Eies unter geeigneten Verhältnissen letzteres zur vollständigen Durchführung jener Umgestaltungen, deren Endresultat ein reifer Embryo ist, befähigt und erregt.

Der Samen des Menschen im reifen Zustande, wie er aus dem sezernierenden Hodenparenchym in die Samenleiter übertritt, stellt eine weifsliche, zähe, fadenziehende, geruchlose Flüssigkeit von hohem spezifischen Gewicht, neutraler oder alkalischer Reaktion dar, welche an der Luft zu einer hornartig durchscheinenden Masse eintrocknet. Der aus der Harnröhre ejakulierte Samen verdankt einige abweichende Eigenschaften gewissen Beimengungen, welche er uf seinem Wege aus accessorischen Drüsenapparaten erhalten hat. Er sieht weniger weifs aus, ist mehr durchscheinend, reagiert stärker lkalisch und besitzt einen eigentümlichen Geruch, welchen man ewöhnlich mit demjenigen gefeilter Knochen- oder Hornspäne vereicht. Unmittelbar nach der Ejakulation nimmt er eine äufserst he, gallertartige, klebrige Beschaffenheit an, wird jedoch einige it darauf an der Luft dünnflüssiger.

Der Samen ist keine homogene Flüssigkeit, sondern besteht zahllosen eigentümlich geformten, selbständig beweglichen histoischen Elementen, den Samenfäden, welche in einer zähen ischenflüssigkeit, der Samenflüssigkeit, aufgeschwemmt enten sind; der Samen gehört also in die Reihe der Suspensflüssigkeiten. In dem unvermischten Hodensekret ist die ge der Formelemente so beträchtlich, dafs die Zwischenflüssignur durch chemische Agenzien, welche sie trüben (koagulieren), nehmbar gemacht werden kann, während der ejakulierte Samen, Beimengung der von andern Organen gelieferten Flüssigkeit nnt, relativ geringere Mengen von Samenfäden führt. Bei en niederen Tieren soll der Samen nur aus Samenfäden be-

stehen und aller Zwischenflüssigkeit entbehren[1], eine Behauptung, welche wohl nicht ganz genau zu nehmen ist. Die weifse Farbe des Samens rührt von den suspendierten Samenfäden her, wie die weifse Farbe der Milch von den suspendierten, stark lichtreflektierenden Milchkügelchen.

Diese allgemeinsten, sämtlichen uns bekannten Spermaarten zukommenden Merkmale vorausgeschickt, handelt es sich jetzt darum, die **histologische Bedeutung** der Samenbestandteile festzustellen und dadurch den Boden, auf welchem sich die späteren physiologischen Betrachtungen zu bewegen haben werden, so genau als möglich zu kennzeichnen.

Die Samenfäden, Samenkörperchen, früher auf Grund falscher Anschauungen Samentierchen, Spermatozoen, Zoospermien oder Spermatozoiden[2] genannt, zeigen beim Menschen folgende Gestalt. Man unterscheidet an ihnen einen dickeren Teil, den **Körper (Kopf)**, und einen langen fadenförmigen Anhang, den **Faden** oder **Schwanz**. Der Körper ist mandelförmig, so dafs er auf der Fläche liegend eiförmig mit breitem stumpfem Hinterrande und schmälerer Spitze erscheint, auf dem Rande liegend dagegen ein schmales, vorn und hinten abgerundetes Stäbchen darstellt. Auf der Fläche liegend erscheint der Körper blafs, matt konturiert, auf dem Rande liegend dagegen stark glänzend mit dunkeln breiteren Konturen. Nach KOELLIKER[3] beträgt seine Länge 3—5 μ, seine Breite 1,8—3,3 μ, seine Dicke 1,1—1,8 μ. Der Faden oder Schwanz beginnt am Körper mit einem von letzterem abgeschnürten etwas verdickten Anfangsstück, auf dessen Deutung wir zurückkommen, und läuft, sich von da an allmählich mehr und mehr verjüngend, in eine unmefsbar feine Spitze aus. Die Breite des Anfangsstücks mifst nach KOELLIKER 0,6—1 μ, die Gesamtlänge des Schwanzes im mittel 45 μ. In älterer und in neuester Zeit hat man vielfach weitere Differenzierungen und feinere Struktur- oder sogar Organisationsverhältnisse angenommen. Die mannigfachen Fabeln der älteren Autoren können wir mit Stillschweigen übergehen, die beachtenswerten Ansichten der neueren wollen wir besprechen, nachdem wir zuvor einen Blick auf die allgemeinen Formverhältnisse der Samenkörperchen bei den Tieren geworfen haben.

Der Samen behält durch die ganze Tierreihe hindurch die beschriebenen wesentlichen Merkmale, enthält überall eigentümliche Formelemente, welche zwar sehr mannigfache Formverschiedenheiten, aber doch bei der Mehrzahl der Tiere im allgemeinen dieselbe fadenförmige Grundform mit verdicktem Vorderende zeigen. Wir kennen keinen Samen ohne Samenkörperchen, wobei freilich zu erwähnen ist, dafs bis jetzt auch die Gegenwart solcher Formelemente das einzige charakteristische Merkmal ist, welches uns eine Flüssigkeit als Samen zu erkennen gestattet, demnach immerhin möglich bleibt, dafs bei gewissen niederen Tieren, bei welchen derartige Formelemente noch nicht nachgewiesen sind, eine davon freie Samenflüssigkeit existiert. Jede Tierart besitzt eine ihr eigentümliche Samenfadenform, wenn sich auch die Abweichungen von denen andrer, besonders nahe verwandter Tierarten oft nur auf geringe Dimensionsunterschiede des Körpers oder Schwanzes reduzieren; häufig genug sind indessen die Abweichungen sehr auffallend. Die spezifische Form der

---

[1] Vgl. REICHERT, *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1847. p. 88.

[2] Beschreib. u. Abbild. der Samenfädenformen in der Tierreihe s. bei R. WAGNER, *Abh. der K. Bayerischen Akad.* 1836. Bd. II; *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1836. p. 225; WIEGMANNs *Arch.* 1836—38; *Ic. phys.* Taf. I. — v. SIEBOLD, *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1836 u. 1837. — A. KOELLIKER, *Beitr. zur Kenntniss der Geschlechtsversch. u. der Saamenfl. wirbelloser Thiere.* Berlin 1841, u. *die Bildung der Saamenfäden in Bläschen als allgem. Entwicklungsgesetze dargestellt* in *Neue Denkschr. d. Schweiz. Ges. f. Naturw.* 1846. Bd. VIII. p. 3. — R. WAGNER u. LEUCKART in TODDs *Cyclopaedia of Anat. and Physiol.* Bd. IV. Art. *Semen*; LEUCKART. Art. *Zeugung.*

[3] KOELLIKER, *Handb. der Gewebelehre.* 5. Aufl. Leipzig 1867. p. 527.

Samenfäden steht offenbar in ursächlichem Zusammenhange mit der spezifischen Leistungsfähigkeit des Samens, mit andern Worten: die Thatsache, dafs der Samen einer bestimmten Tiergattung ausschliefslich Eier derselben Gattung zu befruchten imstande ist und somit stets die Bildung eines neuen Individuums von der Beschaffenheit der Eltern veranlafst, kann nur aus einer spezifischen Eigentümlichkeit des Samens jeder Art, welche in der spezifischen Form der Samenfäden ihren Ausdruck findet, erklärt werden. Die Samenfäden der Säugetiere stimmen mit den menschlichen nahe überein, indem alle einen kurzen abgeplatteten Körper und einen mäfsig langen Faden besitzen. Eine auffallende Gestalt zeigt bei manchen Gattungen der Körper; so erscheint er z. B. bei der Ratte und Maus im Profil sichelförmig, indem er die Form eines flachen an der Spitze übergebogenen Blatts mit stark hervorspringender scharfer Mittelrippe besitzt; bei dem Maulwurf ist er löffelförmig mit hakenförmig umgeschlagener Spitze des Löffels. Der Faden ist verhältnifsmäfsig am längsten bei den Murinen; bei der Ratte mifst er 170—180 μ. Die Samenfäden der Vögel zeichnen sich durch ihren langgestreckten drehrunden Körper aus, welcher entweder die Form eines geraden, vorn und hinten abgerundeten Stäbchens hat, oder nach vorn und hinten zugespitzt und flach korkzieherartig gewunden ist (Singvögel). Der Faden erreicht bei den Fringilliden eine aufserordentliche Länge, bei *Fringilla caelebs* mifst er 350 μ. Bei den Amphibien finden wir teils die eben beschriebenen zwei Formen der Vögelsamenfäden wiederholt, so beim Wasserfrosch *(rana esculenta)* den geradgestreckten cylindrischen Körper, bei *Pelobates fuscus* die Korkzieherform, teils aber sehr originelle, einzig dastehende Formen. Bei den Salamandern und Tritonen[1] ist der Faden einseitig seiner ganzen Länge nach mit einem flossenartigen, glashellen membranösen Saum besetzt, welchen Leuckart als Duplikatur einer zarten, durch Wasserzusatz allenthalben abhebbaren Umhüllungshaut (Epidermis) des Samenfadens betrachtet. Diese eigentümliche Bildung ist erst durch Pouchet und insbesondere durch Czermak richtig erkannt worden, während man früher nach v. Siebold das später zu beschreibende Phänomen der steten wellenförmigen Bewegung dieses Saums irrigerweise durch einen vermeintlich zurückgebogenen und um den Körper spiralig aufgewundenen Faden hervorgebracht werden liefs; nachträglich hat v. Siebold selbst für die Samenfäden von *Bombinator igneus* die Gegenwart einer solchen undulierenden Membran erwiesen. Bei den Fischen treffen wir zwei Hauptformen der Samenfäden: die der Haie, Rochen und Plagiostomen gleichen denen der Vögel, indem sie einen langgestreckten cylindrischen, zum Teil korkzieherartig gewundenen Körper haben, die der Knochenfische dagegen sind stecknadelförmig mit kugeligem Körper und langem, aufserordentlich feinem Faden.

Bei den wirbellosen Tieren begegnen wir einerseits den einfachsten Formen, anderseits aber auch den eigentümlichsten Abweichungen. Zu ersteren gehören z. B. die einfachen langen, haarartigen Fäden der Hexapoden, bei welchen keine scharfe Trennung von Körper und Schwanz besteht, als Körper nur das allmählich etwas an Dicke zunehmende eine Ende des Fadens betrachtet werden kann. Bei einer grofsen Menge von Arten finden sich Bildungen, die den gewöhnlichen Formen der Wirbeltiere entsprechen und die wir daher nicht näher beschreiben und registrieren wollen. Dagegen scheint es uns wichtig, einigen der abweichenden Formen und gewissen dieselben betreffenden streitigen Punkten eine kurze Betrachtung zu widmen. Bei manchen niederen Tieren hat man früher allgemein die Samenkörperchen verkannt, die Mutterzellen, aus denen sie auf später zu erörternde Weise entstehen, für sie selbst gehalten. So beschrieb v. Siebold früher die Samenkörperchen der Aranäen als kugelige oder nierenförmige kernhaltige Zellen, bis R. Wagner

---

[1] Vgl. Pouchet, *Théorie posit. de l'ovulat.* etc. p. 311. Taf. XVIII. Fig. 7—10. — Czermak, *Ztschr. f. wiss. Zool.* 1850. Bd. II. p. 350. — v. Siebold, ebenda. p. 356. — Leuckart, a. a. O. p. 831.

und LEUCKART[1] erwiesen, daſs die eigentlichen Samenkörperchen erst aus dem Inhalt dieser Zellen hervorgehen, indem angeblich der Kern zu einem langen cylindrischen Körper mit kurzem haarfeinen Schwanzanhang sich umgestalte. Ähnlich verhält es sich bei den Myriapoden, bei denen das Samenkörperchen ein federhutförmiges Körperchen darstellt. Vielleicht gehören hierher auch die bei den Krustaceen, insbesondere den Dekapoden, sich findenden wunderbaren Gebilde, welche von KOELLIKER[2], dem wir ihre sorgfältige Untersuchung verdanken, mit dem Namen Stralenzellen belegt worden sind. Die Samengänge dieser Tiere enthalten in groſser Anzahl zellenartige kernhaltige Gebilde mit einer verschiedenen Anzahl meist von einem Ende der Zellen ausgehender strahlenartiger Anhänge. KOELLIKER hat mehr als wahrscheinlich gemacht, daſs auch hier die ganzen Zellen nur als Bildungszellen, als Samenfäden aber nur die strahligen Anhänge aufzufassen sind. Mit besonderem Nachdrucke spricht für die Richtigkeit dieser Anschauungsweise namentlich der Umstand, daſs bei manchen Dekapoden, z. B. bei Dromia Rumph, wie ebenfalls KOELLIKER angibt, freie haarförmige Fäden neben den Strahlenzellen vorkommen.

Einen dem Fadentypus sehr unähnlichen Habitus haben endlich die viel umstrittenen Samenkörperchen der Askariden. Im reifen Zustande stellen dieselben, wie durch NELSON, MEISSNER, ALLEN THOMPSON, MUNK und CLAPARÈDE bewiesen worden ist, glänzende, kegelförmige Cylinderchen, etwa von der Gestalt eines Bechers oder Probiergläschens, mit einem geschlossenen rundlichen Ende und einer offenen breiteren Basis dar, an welcher sich regelmäſsig ein Häufchen feinkörniger Substanz anheftet. Ihre völlige Entwickelung scheinen diese eigentümlichen Bildungen aber nicht im männlichen Körper, sondern erst innerhalb der weiblichen Leitungsorgane zu erlangen, das männliche Tier entleert folglich, wie auch bei andern wirbellosen Tieren wenigstens teilweise geschieht, unreifes nur die Mutterzellen der Samenkörperchen führendes Sperma.[3]

In betreff der Struktur der Samenelemente sind zwei Fragen zu beantworten. Erstens: sind dieselben insofern homogene Gebilde, als ihre verschiedenen Abteilungen (Körper und Anhang) in jeder Beziehung gleich beschaffen sind? Zweitens: sind sie insofern homogen, als sie aus einer einfachen, nicht weiter differenzierten Substanz bestehen? So lange man sie für Tiere hielt, hat man ihnen auch eine sehr komplizierte Struktur, ja eine vollständige Organisation angedichtet; nachdem sie durch KOELLIKER als einfache Gewebselemente erwiesen worden waren, hatte sich die gegenteilige Anschauung von ihrer Homogeneität in beiden Beziehungen allgemein eingebürgert, um so mehr, als diese Homogeneität auch aus ihrer von KOELLIKER beschriebenen Bildungsweise notwendig zu folgen schien. Später ist jedoch auf gute Gründe hin sowohl die Gleichartigkeit ihrer verschiedenen Abteilungen, als auch die Homogeneität ihrer Substanz wieder in Abrede gestellt worden. Vor allen Dingen hat SCHWEIGGER-SEIDEL[4] durch eine gründliche Untersuchung den Nachweis geliefert, daſs bei allen Wirbeltieren nicht allein Körper und Faden, oder Kopf und Schwanz als zwei differente Gebilde zu scheiden sind, sondern daſs zwischen beide eine dritte, durch charakteristische

---

[1] R. WAGNER u. LEUCKART, Art. *Semen* in TODDS *Cyclopaedia of Physiol. and Anatomy*. Bd. IV.

[2] KOELLIKER, *Beitr. zur Kenntniſs d. Geschlechtsversch. und der Samenflüssigkeit wirbelloser Thiere*. Berlin 1841. p. 1; *Die Bild. d. Saamenfäden in Bläschen als allgem. Entwicklungsgesetz* dargest. Neuchatel 1846; *Neue Denkschriften d. Schweiz. Ges. d. Naturw.* 1847. Bd. VIII. p. 3.

[3] Vgl. REICHERT, *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1847. — NELSON, *Philosoph. Magazine*, August 1851; *Philosoph. Transactions.* 1852. London. Part. II. p. 563. — MEISSNER, *Ztschr. f. wiss. Zool.* 1855. Bd. VI. p. 208. — ALLEN THOMPSON, ebenda. 1857. Bd. VIII. p. 425. — CLAPARÈDE, *De la formation et de la fécondation des oeufs chez les vers nématodes*. Genève 1858, u. *Ztschr. f. wiss. Zool.* 1858. Bd. IX. p. 106. — MUNK, ebenda. p. 365. — KEFERSTEIN, ebenda. 1862. Bd. XI p. 135. — Bestritten wurden die Angaben von NELSON durch BISCHOFF, *Widerlegung des von* KEBER *bei den Najaden und von* NELSON *bei den Ascariden behaupteten Eindringens d. Spermatozoiden in das Ei*. Gieſsen 1854. p. 22; *Bestätigung d. von* NEWPORT *bei den Batrachiern u. s. w.* Gieſsen 1854. p. 9; *Ztschr. f. wiss. Zool.* 1855. Bd. VI. p. 377.

[4] SCHWEIGGER-SEIDEL, *Arch. f. mikroskop. Anat.* 1865. Bd. I. p. 309.

Eigenschaften ausgezeichnete Abteilung das „Mittelstück", eingeschaltet ist. Dasselbe bildet bei den Amphibien das hintere Ende des Kopfs, bei den Säugetieren dagegen das etwas verdickte Anfangsstück des Schwanzes; bei einigen Tieren tritt dasselbe schon ohne weitere Behandlung mit Reagenzien durch sein etwas verschiedenes Lichtbrechungsvermögen hervor, bei andern läfst es sich erst durch sein abweichendes Verhalten gegen gewisse Reagenzien und seine abweichende Imbibitionsfähigkeit für Farbstoffe nachweisen. Beim Wasserfrosch (Fig. 206) ist das Mittelstück *b* oft schon am frischen Samenkörperchen durch eine leichte Einschnürung vom Kopf *a* geschieden, und bleibt bei der Trennung des Schwanzes vom Kopf mit ersterem verbunden (2), nimmt nicht teil an der Quellung des Kopfs im Wasser (3), färbt sich nicht wie dieser durch Karminlösungen, quillt dagegen in Essigsäure, welche den Kopf unverändert läfst (4). Fig. 207 stellt Samenkörperchen vom Finken dar, 1 ein unverändertes mit dem korkzieherartig gewundenen Kopf, 2 ein durch Glyzerin gequollenes, bei welchem der stark aufgeblähte Kopf *a* sich deutlich von dem Mittelstück *b* abhebt. Essigsäure löst bei den Vögeln Kopf und Faden und läfst die Mittelstücke allein übrig. Zur Veranschaulichung des Verhaltens der Mittelstücke bei den Samenkörperchen der Säugetiere entlehnen wir Schweigger-Seidel die in Fig. 208 zusammengestellten Abbildungen. Es tritt bei denselben das Mittelstück *b* schon durch seine gröfsere Breite, seinen stärkeren Glanz (besonders an getrockneten Körperchen) und zuweilen durch eine an seinem unteren Ende befindliche kleine Anschwellung (2 *c*) und eine am oberen Ende zwischen ihm und dem Kopf befindliche rundliche Lücke (1 *a*) hervor; zuweilen trennt es sich auch als Ganzes von Faden und Kopf ab (3). Besonders dient aber auch hier sein abweichendes Verhalten gegen Reagenzien zur Charakteristik, vor allem sein Aufquellen in Essigsäure (4), welche die Köpfchen unverändert läfst, während Kali umgekehrt die Köpfchen angreift und ebenso Karmin nur die Köpfchen, nicht die Mittelstücke färbt.

Fig. 206.

Fig. 207.



Welche Deutung diesen von Schweigger-Seidel ermittelten und danach von vielen Seiten bestätigten Thatsachen beizulegen ist, kann nur die Entwickelungsgeschichte lehren, wo wir ihnen denn auch bald wieder begegnen werden. Zuvor bleibt uns aber noch die zweite vorhin aufgeworfene Frage zu beantworten. Dieselbe dreht sich gegenwärtig hauptsächlich darum, ob das Samenkörperchen, beziehentlich seine einzelnen Abteilungen, aus einer homogenen Substanz besteht, oder in eine äufsere membranöse Hülle und einem Inhalt geschieden ist. Letztere Ansicht ist schon früher wiederholt ohne direkte Beweise aufgestellt worden, besonders z. B. für die Samenkörperchen der Tritonen, deren undulierenden Saum man als Duplikatur der fraglichen Hüllhaut gedeutet hat, niemals aber zu allgemeiner Anerkennung gelangt. Aufs neue auf den Schild erhoben wurde sie von Grohe[1] und von Schweigger-Seidel.

Fig. 208.



[1] Grohe, *Arch. f. pathol. Anat.* 1865. Bd. XXXII. p. 401.

Grohe stützt sich auf die grofse Beständigkeit des Kopfkonturs, welcher trotz der nach seinen Beobachtungen auch im Kopfe ablaufenden Kontraktionsvorgänge immer wieder zu seinem normalen Verlauf zurückkehrt, ferner auf das Hervortreten einer blasigen Anschwellung am Anfang des Fadenfortsatzes während dieser angeblichen Kontraktionen, endlich auf die Ergebnisse der Imbibition mit Anilin, welches nur den Inhalt, nicht die Hülle färben soll. Schweigger-Seidel erschliefst die Membran aus verschiedenen Erscheinungen bei Behandlung der Samenkörperchen mit gewissen Reagenzien. Am Kopf zieht sich nach ihm der Inhalt bei Behandlung mit Kali oft weit von der Membran zurück, besonders am vorderen Teile, wo er überhaupt eine besondere Beschaffenheit, gröfsere Dicke, gröfsere Klebrigkeit der Membran („Grenzschicht") annimmt. Die von Koelliker beschriebenen sogenannten Kopfkappen (s. unten), die Anhänge, welche Dujardin[1] am Kopf der Samenkörperchen der Meerschweinchen beobachtete, sind nach Schweigger-Seidel nur besondere Zustände dieser Grenzschicht am Kopfe; aber auch am Mittelstück und am Faden sah er Erscheinungen, welche er als durch eine äufsere Hülle bedingt betrachtet, und wirklich hat denn auch Eimer[2] gerade für diese Abteilungen der Samenkörper den Nachweis zu führen vermocht, dafs dieselben aus einem axialen Zentralfaden und einem peripheren, je nach der Tierart in Form und Anordnung veränderlichen Plasmamantel zusammengesetzt sei. Den klarsten Einblick gewähren in der erwähnten Beziehung namentlich die Samenfäden der Fledermäuse, deren Mittelstück sich nicht unmittelbar an das Köpfchen angeheftet zeigt, sondern mit letzterem indirekt durch den aus seinem oberen Ende hervortretenden Achsenfaden zusammenhängt.

Bezüglich der feinen, im Kopfstücke der Spermatozoen nachgewiesenen Strukturdifferenzen müssen wir auf die betreffenden Originalabhandlungen[3] und die Lehrbücher der Histologie verweisen.

Wie bereits von uns hervorgehoben worden ist, kann die histologische Bedeutung der Samenkörper und ihrer Abteilungen nur auf entwickelungsgeschichtlichem Wege völlig klar gestellt werden. Dem Physiologen, dessen Urteil über die Funktion irgend eines lebenden Gebildes jederzeit durch die anatomische Beschaffenheit und Rangordnung desselben mit bestimmt wird, mufs es daher von Wichtigkeit sein, auch die in der letzterwähnten Richtung gesammelten Ergebnisse in Erfahrung zu bringen. Als unsre nächste Aufgabe ergibt sich demnach, die anatomische Gliederung derjenigen Organe in kurzen Zügen zu schildern, in welchen die Samenbildung erwiesenermafsen vor sich geht, und wo man also am ehesten hoffen darf ihre verschiedenen Phasen zu erfassen. Dies geschehen, werden wir sodann zweitens die mittels des Mikroskops gewonnenen Daten zu besprechen haben, auf welchen die verschiedenen noch immer hin- und herschwankenden Vorstellungen über die Genese der Samenkörper begründet worden sind.

Das Sekretionsorgan des Samens ist die männliche Keimdrüse, der Hoden.[4] Zerlegt man einen solchen der Quere oder der Länge nach in zwei Hälften, so sieht man das Innere desselben von einer Anzahl bindegewebiger Scheidewände durchzogen, welche zwischen dem sogenannten *corpus Highmori*, einem keilförmig von der hinteren Wand des Hodens nach einwärts vorspringenden Längswulste, und der *tunica albuginea* allseitig ausgespannt sind und eine Anzahl konisch gestalteter miteinander nicht kommunizierender Fächer abgrenzen. Jedes Fach ist von einem oder zwei knäuelartig zusammengewickelten Hodenkanälchen (Stieda), Samenkanälchen, *canaliculi seminiferi*, erfüllt. Diese Knäuel oder Hodenläppchen sind von kegelförmiger oder

---

[1] Dujardin, *Annales des sciences nat.* 1837. Sér. II. T. VIII. p. 291.

[2] Eimer, *Verhdl. d. phys. med. Ges. in Würzburg.* 1874. N. F. Bd. VI. p. 93.

[3] Valentin, *Ztschr. f. rat. Med.* 1863. III. R. Bd. XVIII. p. 217. — Grohe, a. a. O. — Merkel, *Ctrbl. f. d. med. Wiss.* 1874. p. 65, u. *Erstes Entwicklungsstadium der Spermatozoiden in Unters. a. d. anatom. Instit. zu Rostock.* 1874. — v. Brunn, *Arch. f. mikroskop. Anat.* 1876. Bd. XII. p. 528. — Miescher, *Verhdl. d. naturf. Ges. in Basel.* 1874. p. 138.

[4] Vgl. Henle, *Hdb. d. syst. Anat.* Braunschweig 1873. 2. Aufl. Bd. II. p. 367.

pyramidaler Gestalt, ihre Spitzen gegen das *corpus Highmori* gerichtet, ihre Basen gegen die äufsere Oberfläche, an welcher sie sich infolge gegenseitiger Abplattung durch polygonale Begrenzungslinien markieren. Verfolgt man die Hodenkanälchen innerhalb der Hodenläppchen, so findet man die Spitze der letzteren stets nur von einem einzigen geraden Röhrchen eingenommen, welches entweder unmittelbar nach seinem Eintritt in das Hodenfach einen gewundenen Verlauf annimmt, oder, falls man es mit einem zwei Hodenkanälchen beherbergenden Fache zu thun hat, sich zunächst dichotomisch spaltet. Die gewundene Fortsetzung der geraden Kanälchen kann sich auf ihrem Wege zur Hodenperipherie teilen, ein nach STIEDA jedoch als selten zu bezeichnendes Vorkommnis; die neu entstandenen Äste enden dabei entweder blind, oder biegen schleifenförmig um, oder bilden mit benachbarten Anastomosen. Vergleicht man die aus den einzelnen Hodenfächern hervortretenden geraden Anfangsstücke der gewundenen Kanälchen mit diesen letzteren, so findet man sie, wie LEREBOULLET zuerst für das Kaninchen, MIHALKOVICZ für den Menschen und einige andre Säugetiere im Gegensatz zu den früher geläufigen Annahmen ermittelt haben[1], stets von engerem Durchmesser als ihre gewundenen Anhänge. Hinsichtlich ihres weiteren Verbleibs lehrt die Anatomie, dafs sie als *ductuli recti* in das *corpus Highmori* eintreten und sich daselbst in das sogenannte Hodennetz, *rete vasculosum Halleri*, auflösen; d. h. der Highmorsche Körper selbst besteht (ähnlich wie die Follikel der Lymphdrüsen oder die weiter unten zu beschreibenden *corpora cavernosa*) aus einem Netzwerk mannigfach sich durchkreuzender Balken und Bälkchen, dessen Maschen, wie die Poren eines Schwamms, ein Lakunensystem von zahlreichen untereinander kommunizierenden polygonalen Hohlräumen bilden. Diese Lakunen bilden die Fortsetzungen der *ductuli recti* und sind als solche durch ihren Epithelüberzug gekennzeichnet. In dem oberen äufseren Teil des Highmorschen Körpers mündet das eben erwähnte Lückensystem wieder in eine Anzahl ausführender Kanäle, die *vasa efferentia testis*, welche in den Nebenhoden eintreten und dessen Kopf bilden, indem jedes für sich, zu einem konischen Knäuel verschlungen, einen sogenannten *conus vasculosus* darstellt. Im Körper des Nebenhodens fliefsen die geschlängelten, vielfach durcheinander gewundenen Fortsetzungen der *vasa efferentia* allmählich zu einem einzigen Kanal zusammen, welcher, anfangs ebenfalls geschlängelt verlaufend, den Schwanz des Nebenhodens bildet, endlich aber in das dicke, gerade *vas deferens*, den Ausführungsgang der Keimdrüse, übergeht.

Nach den Untersuchungen von LUDWIG und TOMSA[2] ist der Hoden aufserordentlich reich an Lymphgefäfsen und stehen dieselben in einer innigen Beziehung zu dem eigentlichen Absonderungsapparat. Jedes Samenkanälchen ist in seinem ganzen Verlauf allseitig von Lymphe umspült, indem die zwischen seinen Windungen befindlichen verschieden geformten Lücken vollständig von einem vielfach verästelten Netz von Lymphkanälen, in deren Innerem die Blutkapillaren verlaufen, eingenommen sind. Es genügt, die Injektionskanüle beliebig in das Hodenparenchym einzubohren, um dieses ganze dichte Lymphkapillarensystem im Inneren, von da aus die gröberen zu dichten Netzen und Wirteln angeordneten Äste auf der Oberfläche zu injizieren und weiter die Injektionsmasse durch die am Nebenhoden zusammengedrängten, den Samenstrang begleitenden Stämme bis in den *ductus thoracicus* zu treiben.

Die gewundenen Hodenkanälchen des Menschen lassen unter dem Mikroskope eine bindegewebige Hülle erkennen, welche sich bei genauerer Betrachtung aus drei bis sechs konzentrisch zueinander gelagerten Schichten platter Häutchenzellen[3] vom Charakter der Endothelien, wie sie in allem Binde-

---

[1] LEREBOULLET, *Verhdl. d. Leop.-Carolin. Akad.* 1851. Bd. XV. Abth. 1. p. 1. — MIHALKOVICZ, *Arb. aus d. physiol. Anst. zu Leipzig.* 1873. p. 1. — STIEDA, *Arch. f. mikrosk. Anat.* 1877. Bd. XIV. p. 17.

[2] LUDWIG u. TOMSA, *Wiener Stzber.* Math.-natw. Cl. II. Abth. 1863. Bd. XLVI. p. 221. — TOMSA, ebenda. p. 185 (196).

[3] Vgl. HENLE, a. a. O. p. 369. — MIHALKOVICZ, a. O. — MERKEL, *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1871. p. 1. — STIEDA, a. a. O. p. 26.

gewebe vorkommen, zusammengesetzt erweist und auf ihrer inneren Oberfläche von einem eigentümlichen, geschichteten, im jugendlichen unreifen Hoden das ganze Lumen der Kanälchen ausfüllenden Epithel überzogen wird. Ob zwischen letzterem und dem Bindegewebe der äufseren Wand normalerweise noch eine besondere elastische Grenzmembran, eine eigentliche *membrana propria*, eingeschaltet liegt, ist streitig.[1] Die membranlosen, durch gegenseitige Abplattung polyedrischen Elemente der mehrschichtigen Epithelbekleidung[2] lassen sich keiner der gewöhnlich unterschiedenen Epithelformen unterordnen und sind auch dadurch vor allen übrigen Körperepithelien ausgezeichnet, dafs sie zweifellos die Quellen der im geschlechtsreifen Hoden vor sich gehenden Samenproduktion bilden. Dafs den Hodenkanälchen des *rete Halleri* eine eigne Wandung fehlt, wurde schon vorhin erwähnt; das gleiche gilt auch von den *ductuli recti;* bezüglich des Epithels beider Kanalabteilungen finden wir in Übereinstimmung mit Stieda, dafs dasselbe einschichtig und am besten mit einem niedrigen Cylinderepithel zu vergleichen ist. Der Umstand, dafs nur der zellige Inhalt der gewundenen, nicht aber derjenige der geraden in Beziehung zur Spermaerzeugung steht, rechtfertigt es vollkommen, wenn man nach dem Vorgange von Mihalkovicz die ersteren als sezernierende den letzteren als abführenden gegenüberstellt und also zwischen Sekretionskanälen und Ausführungsgängen oder Abzugsröhren des Hodenparenchyms unterscheidet.

Im Nebenhoden verdickt sich allmählich die Wand der als Fortsetzungen der Hodenröhrchen zu betrachtenden *vasa efferentia*, es tritt eine doppelte Lage von Muskeln, aus zirkulär und longitudinal geordneten Faserzellen bestehend, auf, welche sich im *vas deferens* durch Hinzutritt neuer Lagen zu einer dicken Muskelhaut verstärkt. Nach der Entdeckung von O. Becker[3], welche Koelliker bestätigt hat, findet sich schon in den *vasis efferentibus*, in den *conis vasculosis* und im Anfang des einfachen Nebenhodenkanals als innere Auskleidung ein Flimmerepithel, dessen Zellen mit aufserordentlich langen Wimperbüscheln besetzt sind. Im eigentlichen Samenleiter tritt an die Stelle der einfachen Epithellage eine Schleimhaut, welche aus einer bindegewebigen, reichlich mit elastischen Netzen und Blutgefäfsen versorgten Grundlage und einem Pflasterepithelüberzug besteht. Vermöge dieser Schleimhaut ist das *vas deferens* nicht blofs Samenleiter, sondern zugleich Sekretionsorgan, bestimmt, dem unverdünnten Hodensekret eine Flüssigkeit beizumengen, von deren Natur und Nutzen alsbald die Rede sein wird. Es spricht sich diese Funktion des *vas deferens* besonders deutlich in den Anstalten aus, welche beim Menschen und in noch höherem Grade bei manchen Tieren zur Herstellung einer Oberflächenvergröfserung der absondernden Schleimhaut getroffen sind. Solche Anstalten stellen die Samenblasen vor, welche im Grunde nur verzweigte Ausbuchtungen des unteren Samenleiterendes sind, noch auffallender das von E. H. Weber[4] beim Pferde beschriebene sogenannte Drüsenende des *vas deferens*. Es schwillt letzteres unweit seines unteren Endes plötzlich zu einem etwa 17 mm langen, 15—20 mm dicken Cylinder an, in dessen Achse der eigentliche enge Kanal in unveränderter Weite fortläuft, dessen Wand aber, wie Weber durch Injektionen erwiesen, zahllose traubige Ausbuchtungen des Kanals enthält. Jeder Querschnitt durch dieses Drüsenende zeigt radial zum mittleren Kanal gestellte dreieckige Drüsenläppchen; jedes solche Läppchen enthält einen dreieckigen Hohlraum, welcher mit seiner Spitze in den Kanal mündet, seine Basis nach der Peripherie kehrt, und hier sich weiter in sekundäre dreieckige Ausbuchtungen teilt. Andeutungen dieser Bildung fand Weber auch an injizierten menschlichen Samenleitern.

---

[1] Vgl. Koelliker, *Hdb. d. Gewebelehre.* 5. Aufl. Leipzig 1867. p. 524 u. 531. — Merkel. Mihalkovicz u. Stieda, a. a. O.

[2] Stieda, a. a. O. p. 26.

[3] O. Becker, *Wiener med. Wochenschr.* 1856. No. 12. p. 184.

[4] E. H. Weber, *Zusätze z. Lehre vom Baue u. d. Verricht. d. Geschlechtsorgane* etc.

Die männlichen Keimdrüsen sind durch die ganze Tierreihe mit äufserst wenigen Ausnahmen nach demselben Typus, wie die menschlichen gebaut, sie stellen überall einfache oder verzweigte Schläuche dar, welche in ihrem Inneren den Samen aus Zellen bilden, und sich kontinuierlich in die als Ausführungsgänge dienenden Kanäle fortsetzen. Form, Gröfse und Anordnung dieser Schläuche zeigen mannigfache Verschiedenheiten, über welche die vergleichende Anatomie ausführlich zu berichten hat. Bei den wirbellosen Tieren sind die Hoden durchschnittlich einfacher, als bei den Wirbeltieren gebaut, bestehen bei manchen, wie bei den Nematoden, aus einem einfachen unverzweigten Kanal, bei andern aus einer Anzahl kürzerer Schläuche oder Säcke, welche in den gemeinschaftlichen Ausführungsgang einmünden. Von höchstem Interesse ist, dafs bei einer grofsen Anzahl niederer Tiere die männlichen Keimdrüsen vollkommen gleiche Form und Struktur wie die weiblichen haben, so dafs sie nur an ihrem Inhalt zu unterscheiden sind, und oft auch an diesem nur, wenn er ganz reif ist, indem die jungen Eier vollständig den männlichen Drüsenzellen, aus welchen die Samenfäden entstehen, gleichen. Bei manchen Tieren, z. B. den Arthropoden, treffen wir gleichen Bau von Hoden und Ovarien, aber verschiedene Gröfse oder verschiedene Zahl der Schläuche, und zwar in der Regel die Ovarien gröfser, weil die Bildung der Eier mehr Raum als die Samensekretion beansprucht. Bei den hermaphroditischen Gasteropoden sind ebenfalls Ovarien und Hoden gleich gebaut, aber auf merkwürdige Weise in der sogenannten Zwitterdrüse verbunden, indem die männlichen Schläuche in den weiblichen stecken, von letzteren wie von Handschuhfingern umfafst werden. Wir müssen uns hier auf diese oberflächlichen Andeutungen beschränken, und auch in betreff der mannigfachen Anhangsgebilde der Samenleiter, welche Analoga der menschlichen Samenblasen sind und teils als Receptacula des reifen Samens, teils als Sekretionsorgane funktionieren, auf die Lehrbücher der vergleichenden Anatomie verweisen.

Wir gehen zur Darstellung der Genese des Samens über. Unstreitig ist durch Koelliker s umfassende Untersuchungen die Bahn für die Erkenntnis dieses histogenetischen Prozesses gebrochen und wenigstens der celluläre Ursprung der Samenkörperchen für alle Zeit gesichert worden. Einen wirklichen Abschlufs hat das Problem der Spermagenese aber noch nicht gefunden, denn der streitigen Punkte, sowohl was die direkten Beobachtungen als auch was die Auslegung derselben anbetrifft, gibt es noch viele. Hat doch Koelliker selbst einen wesentlichen Punkt des von ihm anfänglich aufgestellten Entwickelungsgesetzes umzustofsen Veranlassung genommen, und ist es doch ein von Koelliker keineswegs aufgegebener Satz, dafs die Samenfäden durch Auswachsen von Zellenkernen entstehen, gegen welchen sich die grofse Mehrzahl der Histologen erhoben hat.

Nachdem bereits früher vereinzelte Beobachtungen über die Bildungsweise der Samenfäden zutage gekommen waren, manche, wie z. B. R. Wagner bereits die Entstehung derselben in Zellen behauptet hatten, Koelliker selbst in seiner frühesten Arbeit für einige Tiere die Entstehung der Fäden in Bläschen, für andre dagegen mehr oder weniger abweichende Entwickelungsweisen annehmen zu müssen geglaubt hatte, blieb es erst den weiteren Untersuchungen Koellikers vorbehalten, in dem Gewirr der Erscheinungen den ersten sicheren Boden zu gewinnen und die innige Zusammengehörigkeit der Samenkörper mit den Kernen gewisser die Lichtung der gewundenen Hodenkanälchen ausfüllenden Zellenelemente nachzuweisen. Ohne uns auf das Detail seiner ursprünglichen später von ihm selbst aufgegebenen Darlegung einzulassen, merken wir nur das Hauptresultat derselben an, wonach also die Samenkörperchen wahrscheinlich in allen Tierklassen endogen in Zellkernen entstehen sollten, und zwar immer je eines in einem Kerne, um schliefslich nach irgendwie erfolgender Auflösung der Kernmembran und des übrigen Zellleibs frei zu werden.

In dieser Form sollte die Lehre von der Samenfädengenese indessen nicht lange verharren. Koelliker selbst war es, der sie an der Hand neuer

Erfahrungen einer wesentlichen Umgestaltung unterzog, die endogene Entstehung der Samenfäden aus Zellkernen völlig verwarf und statt dessen die Samenfäden aus den Zellkernen hervorwachsen liefs, d. h. also für einfache Kernmodifikationen erklärte. Der Vorgang wird von ihm folgendermafsen beschrieben. Zur Zeit der Brunst enthalten die Samenkanälchen in ihren Achsen die eigentlichen Samenzellen, d. h. teils kleinere Zellen (1), welche in ihrem Inneren ein einfaches blasses Bläschen, Kern, einschliefsen, teils gröfsere Cysten mit mehreren, selbst 10—20 solchen Kernbläschen (2). Jedes Kernbläschen enthält ein Kernkörperchen. Der erste Schritt zur Umwandlung dieser Kernbläschen zu Samenfäden (3, 4) ist, dafs sie länglich werden und sich etwas abplatten. Darauf scheidet sich jedes Bläschen in einen dunkler konturierten vorderen und einen hinteren, kleineren, blafsrandigen Teil, welcher in Wasser gern rundlich aufquillt (5). Bald darauf zeigt sich am hinteren blassen Pol ein kurzer fadenförmiger Anhang (6), der bald zu einem längeren Faden auswächst, während der blasse Teil des Bläschens entsprechend an Gröfse verliert (7); indem endlich der vordere Teil des Bläschens die typische Gestalt des Spermatozoenkopfs annimmt, schliefst der ganze Entwickelungsprozefs definitiv ab.

Fig. 209.



Diese Darstellung hat KOELLIKER im wesentlichen auch zur Zeit seiner letzten Publikationen[1] über die Genese des Samens festgehalten und nur noch dahin vervollkommnet, dafs er die Kerne des 4. Stadiums zunächst an ihrem einen Pole zu einer kurzen blassen Röhre auswachsen läfst, welche sich später an ihrem unteren, dem zweiten Kernpole gegenüberliegenden Ende öffnet und gleichsam einen Hüllapparat abgibt, innerhalb dessen die in 5, 6 und 7 veranschaulichten Wucherungsvorgänge des Kerninhalts ablaufen. Die neu gebildeten Samenfäden liegen demnach von Anbeginn an frei in der Muttercyste; dafs dieselben zu Zeiten im Inneren der Kernbläschen anzutreffen wären, ist mithin von KOELLIKER selbst als ein Irrtum anerkannt worden. Das Freiwerden der Samenfäden aus den Cysten schildert er in folgender Art. Die Samenfäden liegen in der Cyste oder Zelle eine Weile eingerollt und brechen dann, wie es scheint, gleichzeitig mit Köpfen und Schwänzen an diametral gegenüberliegenden Stellen der Cystenwandung (8) durch; die Reste des mütterlichen Zellleibs bleiben häufig entweder als Kappen an den Köpfen, oder als Anhänge an den Schwänzen haften (9, 10). Ein gleiches Auswachsen der Kernbläschen zu Samenfäden hat KOELLIKER unter den Vögeln bei der Taube, unter den Amphibien beim Frosch beobachtet, bei letzterem überdies aber noch die ältere bedeutsame Entdeckung REMAKS bestätigt[2], dafs hier, wie Fig. 210, *1*, *2* zeigt, in den Samenzellen neben den länglich werdenden, zu Samenfäden auswachsenden Kernbläschen regelmäfsig noch ein rundlicher oder oblonger eigentlicher Zellkern vorhanden ist, und noch persistiert, wenn die Fäden bereits vollkommen ausgebildet und zu einem Bündel zusammengelegt oder jeder für sich aufgerollt sind. Auch bei den Fischen glaubt sich KOELLIKER von dem Auswachsen der Kerne zu den Samenfäden überzeugt zu

---

[1] KOELLIKER, *Hdb. der Gewebelehre.* 5. Aufl. Leipzig 1867. p. 531. — Vgl. ferner ISIDOR BLOCH, *Über d. Entwickl. d. Saamenkörperchen.* Prag 1874. Dissert. aus Würzburg, u. KOELLIKERS *Entwicklungsgesch.* etc. 2. Aufl. Leipzig 1876—79. p. 1008. — Zustimmende Angaben s. bei BIONDI, *Arch. f. mikrosk. Anat.* 1885. Bd. XXV, p. 594.

[2] REMAK, *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1854. p. 252. — KOELLIKER, *Ztschr. f. wiss. Zool.* 1856. Bd. VII. p. 201.

haben. Auf diese Beobachtungen hin spricht KOELLIKER die Vermutung aus, dafs höchst wahrscheinlich bei allen Tieren die Samenfäden als verlängerte in ein Wimperhaar ausgewachsene Zellkerne anzusprechen wären. Inwieweit er hierin das richtige getroffen, inwieweit verfehlt hat, läfst sich für jetzt noch nicht bestimmen. Denn die vielfachen Einwürfe, welche man seiner Lehre gemacht hat, haben bisher wenigstens nur relativ unwesentliche Punkte derselben als irrtümlich aufzudecken vermocht, und der neuen Lehre, welche man an die Stelle der seinigen einzuführen versucht hat, kann man wohl ein günstiges Vorurteil entgegentragen, darf aber dabei nicht aus dem Auge verlieren, dafs sie eines zwingenden Beweises noch entbehrt.

Fig. 210.

1

2

Sogar die mehrfach angefeindeten Cysten mit selbständiger Membran und endogener Zellenbrut, welche HENLE in die Reihe der Artefacta verwiesen und als von einer Gerinnungshaut eingefafste Zellkugelkonglomerate gedeutet hat, haben in den durchaus zu bestätigenden Befunden DE LA VALETTE ST. GEORGES[1] an Fröschen für diese eine Tierart wenigstens eine sichere Stütze gewonnen, und vollends unstatthaft wäre es, alle vielkernigen membranlosen Protoplasmaklumpen des Hodensafts für zufällige Aggregate einkerniger zu erklären. Ganz im Gegenteil ist die Herstellung aus zahlreichen Einzelzellen zusammengesetzter Zellenkolonien ein durchaus regelmäfsiger, durch alle Tierklassen verbreiteter, die Samenentwickelung vorbereitender Vorgang, und in diesem Sinne behalten denn auch die in den Fig. 209 und 210 veranschaulichten vielkernigen Bildungen ihre Gültigkeit. Ob die Rolle, welche KOELLIKER den Kernen bei der Samenkörpergenese zuerteilt, denselben im ganzen Umfange zukommt, mag dahingestellt bleiben, es möge namentlich nicht übersehen werden, dafs die von ihm beschriebenen Entwickelungsformen (Fig. 209, 5—10) keiner hinreichenden kritischen Prüfung bisher unterworfen worden sind. So verlockend es aber auch in mannigfacher Hinsicht scheinen mag seiner Lehre sich zu entschlagen und der bestechenden Annahme ACKERMANNS, HENLES, SCHWEIGGER-SEIDELS u. A. beizustimmen, nach welcher an dem Aufbau eines Wirbeltier-Samenkörperchens nicht blofs der Kern allein, sondern stets eine ganze Zelle beteiligt sei, der Zellkern zum Kopf, der Zellkörper zu Mittelstück und Schwanz werde, so ratsam scheint es, vorderhand weitere Untersuchungen abzuwarten und ein zwischen beiden Eventualitäten entscheidendes Urteil für jetzt zurückzuhalten.

Obschon sich nun die beiden eben besprochenen abweichenden Anschauungen über die Entstehung der Samenkörper schon eine geraume Zeit den Vorrang streitig gemacht hatten, war doch wenigstens die allgemeine Voraussetzung unangetastet geblieben, dafs die Bildungselemente der Spermatozoen freie im Inneren der gewundenen Hodenkanälchen aufgespeichert liegende Epithelzellen wären. Allein auch dieses geradezu als selbstverständlich angesehene Prinzip sollte nunmehr in seinen Grundlagen erschüttert und dem Gange der Forschung mithin eine ganz andre Richtung erteilt werden. Den Anstofs zu der neuen Bewegung gab die Entdeckung SERTOLIS[2], dafs in den gewundenen Hodenkanälchen neben den bisher allein gekannten polyedrischen, im freien Zustand runden Samenzellen noch eine zweite Art zelliger Elemente vorkäme, welche, radiär zur Achse der Hodenkanälchen gestellt, mit ihren Fufsenden die Peripherie derselben berührten, mit ihren langgestreckten, verästelten Körpern dem zentralen Binnenraume zustrebten und zwischen sich ebenfalls radiär verlaufende Spalträume für die übrigen Formelemente der Hodenkanälchen frei

---

[1] DE LA VALETTE ST. GEORGE, *Arch. f. mikrosk. Anat.* 1876. Bd. XII. p. 797.
[2] SERTOLI, Vgl. *Jahresber. üb. d. Fortschr. d. Anatomie u. Physiologie* von HENLE und MEISSNER. 1864. p. 120, u. 1871. p. 70.

liefsen. Diese bemerkenswerten Mitteilungen wurden von KOELLIKER[1] kurz bestätigt, sodann von MERKEL[2] dahin gedeutet, dafs der Epithelüberzug der gewundenen Hodenkanälchen ähnlich wie der epitheliale Endapparat vieler Sinnesnerven neben den eigentlichen Funktionszellen, im vorliegenden Falle also den Samenzellen, auch noch zu lediglich mechanischen Diensten bestimmte Stützzellen enthalte; und zwar wären die SERTOLIschen Zellen als Stützzellen für die zwischen ihnen eingebetteten Rundzellen zu betrachten, welche letzteren MERKEL in Übereinstimmung mit allen seinen Vorgängern als die eigentlichen Bildungszellen der Samenkörperchen ansprach. Es zeigte sich indessen bald, dafs den neuentdeckten Zellen mit einer so geringen Veranschlagung ihrer physiologischen Leistungen schwerlich Genüge geschehen war, und dafs sogar dringende Gründe vorlagen, ihnen eine wesentliche Rolle bei der Samenbildung zuzuerkennen. Denn seit v. EBNERS[3] Untersuchungen, wie anfechtbar auch immer die aus denselben gezogenen Schlufsfolgerungen sind, konnte ungeachtet der Einreden MERKELS und DE LA VALETTE ST. GEORGES[4] an einem normal bestehenden unmittelbaren anatomischen Zusammenhang zwischen den wandständigen von SERTOLI zuerst gesehenen Bildungen, v. EBNERS Spermatoblasten, und den Spermatozoen selbst nicht gezweifelt werden. Was aber SERTOLI sowohl als auch v. EBNER übersehen hatten und was den von jeher für die eigentlichen Samenbildner gehaltenen altbekannten Hodenzellen zu ihrer früheren Wertschätzung zurückverhelfen sollte, war der Umstand, dafs die neu aufgefundenen Bildungen keineswegs celluläre Einheiten, sondern, wie GRUENHAGEN[5] zuerst mit Bestimmtheit nachwies, zusammengesetzte, aus einem nach bestimmtem Gesetze ablaufenden Verwachsungsprozefs zweier verschiedenen Zellarten, und zwar einer vielfachen Zahl von Samenzellen mit einer einzigen Trage- oder Richtungszelle, hervorgegangene Organisationen, d. h. Zellkomplexe, darstellten. Nicht als Keimstätten neugebildeter Spermatozoen, sondern als Sammelstätten anderswo entstandener, hier erst zur Reife gelangender, hat man also die fraglichen Gebilde anzusehen und sie folglich auch nicht als Spermatoblasten, sondern besser mit dem unverfänglicheren Namen der Samenständer zu bezeichnen.

Aussehen und Anordnung dieser Samenständer in den gewundenen Hodenkanälchen erläutern sich am bequemsten durch die beigefügten Abbildungen, von denen die eine (Fig. 211) dem Querschnitte eines gewundenen Kanälchens aus dem Hoden einer geschlechtsreifen Ratte, die andre (Fig. 212) demjenigen eines Hodenkanälchens vom Landfrosche (*rana temporaria*) kurz vor der Brunstzeit entnommen ist. Man erkennt leicht die von der Kanalwand (*w*) in regelmäfsigen Zwischenräumen sich senkrecht erhebenden Samenständer (*st. st.*), und wie von ihrer der Kanalachse zugewandten Oberfläche feine Cilien, die Schwänze der Spermatozoen, in radiärer Richtung ausstrahlen, während die Spermatozoenköpfchen bis zum Kern der Tragezelle (Vgl. *tr* Fig. 212, *e* Fig. 213, *d* Fig. 214) hinabreichen. Beim Landfrosche haben sie Knospenform, bei der Ratte erinnert ihre Gestalt an diejenige der Borstenbüschel in unsern Bürsten, bei jenem bilden sie eine durch schmale leere Zwischenräume unterbrochene Reihe, nur zwischen und unter ihren Fufsenden begegnet man hier und da einer einfachen Lage teils grofser rundlicher (*e. e.* Fig. 212), teils platter (*p. p.* Fig. 212 und 213) zur Einhüllung der letzteren dienenden Zellen, bei dieser sehen wir die engen Spalten zwischen den Samenständern mit mehrfach übereinander geschichteten Rundzellen (*n. n.*), d. s.

---

[1] KOELLIKER, *Hdb. d. Gewebelehre.* 5. Aufl. Leipzig 1867. p. 530.

[2] MERKEL, *Nachr. d. G. A. Universit. zu Göttingen.* 1869. No. 1, u. *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1871. p. 1.

[3] v. EBNER, in ROLLETTS *Untersuch. aus d. Instit. für Physiol. u. Histol. in Graz.* Hft. II. u. als Monographie. Leipzig 1871; *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1872. p. 250.

[4] MERKEL, *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1871. p. 1, u. *Erstes Entwicklungsstadium der Spermatozoiden* in *Untersuch. aus dem anatom. Instit. zu Rostock.* 1874. — DE LA VALETTE ST. GEORGE. *Arch. f. mikrosk. Anat.* 1874. Bd. X. p. 495.

[5] GRUENHAGEN, *Ctrbl. f. d. med. Wiss.* 1885. p. 481 u. 737.

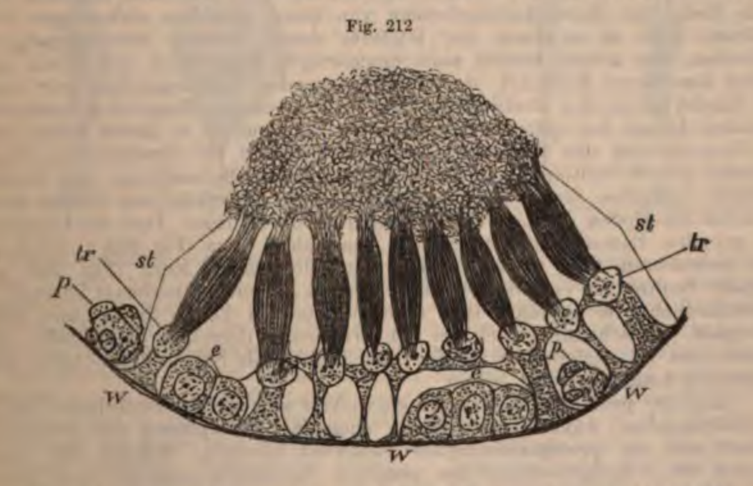
die Samenzellen der älteren Autoren, ausgefüllt. Hinsichtlich des letzterwähnten Unterschieds mufs jedoch bemerkt werden, dafs derselbe in gewissen Entwickelungsepochen des Landfroschhodens ganz verwischt ist, und zwar im Herbst, um welche Zeit die der Samenbildung vorangehenden Wucherungsprozesse ihren Höhepunkt erreicht haben, und zwischen den bereits zur vollendeten Ausbildung gelangten Samenständern allerorts die Vorstufen derselben in Gestalt von Rundzellenhaufen sich trennend einschieben. Beim Wasserfrosche (*rana esculenta*) fehlen solche sogar zu keiner Jahresperiode, bestehen folglich dauernd Strukturverhältnisse der Hoden, welche denjenigen des Rattenhodens aufs nächste verwandt sind.

Fig. 211.



Fragt man nun, welche Beziehung diese Zellformationen der Hodenkanälchen mit dem Vorgange der Samenausscheidung verknüpft, so kann zunächst keinem Zweifel unterliegen, dafs die von uns mit dem Namen der Samenständer belegten Gebilde als die nächsten Quellen der in der Achse der Hodenkanälchen mitunter in grofser Zahl freiliegenden Spermatozoen anzusehen sind. Ganz im Einklange hiermit befindet sich denn auch die Thatsache, dafs in den Samenleitern und Samenblasen der im Koitus begriffenen Frösche neben vielen freien Spermatozoen gar nicht selten auch noch unzerfallene Samenständer angetroffen werden, und diese erst jetzt in ihrer wahren Bedeutung erkannten Zellprodukte sind es offenbar auch, welche von Remak und Koelliker dereinst als samenkörperhaltige Zellen (Fig. 210. *2*) beschrieben worden sind. Bei den Säugetieren scheint eine völlige Abstofsung der reifen Samenständer dagegen niemals zu

Fig. 212



erfolgen, wohl aber bisweilen der unreifen aus zahlreichen untereinander vereinigten Rundzellen zusammengesetzten Vorstufen derselben, zu welchen letzteren denn auch jene früher erwähnten im ausgeprefsten Hodensaft nachweisbaren vielkernigen Protoplasmaballen (Fig. 209. *2, 4*) gehören. In keinem Fall wird man sich indessen den Vorgang der normalen Samenabsonderung als einen mechanischen Ablösungsprozess vorstellen dürfen. Dem widerspricht mit

Entschiedenheit die Thatsache, dafs die Köpfchen der Spermatozoen in gewissen Entwickelungsstadien der Samenständer bis zum Fufskerne derselben herunterreichen (Fig. 212, 213 *e*, 214 *d*), während man sie späterhin fern vom Kerne mittels eines protoplosmatischen Stils zum Lichtungsrande der Kanälchenachse emporgehoben findet. Hiernach mufs also angenommen werden, dafs die Abstofsung der Samenelemente der Regel nach durch ein Emporsprossen der Tragezelle eingeleitet wird, d. h. wenigstens zunächst auf einem Proliferationsvorgange der letzteren beruht.

So unmittelbar sich auch beim Anblick feiner Hodenquerschnitte der innere Zusammenhang der SERTOLI-EBNERschen Spermatoblasten, unsrer Samenständer, mit der Samenfädenbildung jedem unbefangenen Urteil aufdrängt, so zweifelhaft ist geraume Zeit die Rolle der zweiten Zellart der Hodenkanälchen, der Rundzellen (*n n n* Fig. 211) gewesen. Solange dieselben als die einzigen wesentlichen Bestandteile des Hodenparenchyms angesehen wurden — und bis zu SERTOLIS Untersuchungen wufste man von keinen andern — hat man sie auch unbede nklich für die eigentlichen Samenbildner gehalten, seit der Entdeckung der Spermatoblasten indessen sie bald als Lymphkörperchen angesprochen und ihre von DE LA VALETTE ST. GEORGE[1] nachgewiesene Kontraktilität damit in Einklang zu bringen gesucht, bald vermutet, dafs sie zum Zerfall bestimmte Elemente wären und hierbei das flüssige Plasma des Sperma, die Samenflüssigkeit, lieferten, sich aber im grofsen und ganzen immerhin nur auf den Boden der Hypothese gestellt, ohne den einschlägigen Thatsachen in ganzem Umfange gerecht zu werden. Diese enthielten aber, wie schon in der früheren Ausgabe des vorliegenden Werks betont worden ist, deutliche Fingerzeige darauf hin, dafs wir in den Rundzellen die jugendlichen Vorstufen der Spermatoblasten oder Samenständer zu erblicken hätten, dafs letztere aus einer gröfseren Zahl der ersteren durch Verschmelzung hervorgegangen wären. Was damals nur als Möglichkeit ferneren Erwägungen und Prüfungen anempfohlen werden konnte, haben die späteren Untersuchungen von RENSON, GRÜENHAGEN, BIONDI und BENDA[1] zur Gewifsheit erhoben. Die ganze Reihe der Entwickelungsformen von einer einfachen einkernigen membranlosen Zelle an zu einem aus letzterer durch Teilung hervorgegangenen Zellhaufen, von diesem mittels eines eigenartigen Eingreifens von seiten einer zweiten besonderen Zellenart, der Stütz- Trage- oder Richtungszellen, zur ersten sich durchweg aus den deutlich als solchen erkennbaren Rundzellen zusammensetzenden Anlage der späteren Samenständer und endlich zu diesen selbst durch die Umgestaltung der Rundzellen in Samenfäden ist bei verschiedenen Repräsentanten der Wirbeltiere dank einer zweckmäfsigen Behandlungs- und Schnittmethode lückenlos festzustellen gelungen. Sehr übersichtliche Bilder liefern vor allen die Hoden des Landfrosches während der Monate Juni bis Dezember. Die primäre Samenzelle mit grofsem rundlichen Kern (Fig. 213 a) zeigt sich stets umwachsen von platten Zellen mit elliptischem Kern (Fig. 213 *p p*). Weshalb BIONDI das Vorkommen dieser zweiten Zellenart überhaupt leugnet, ist unverständlich; sie gewährt den samenbereitenden Zellen Schutz und Stütze und spielt wahrscheinlich auch bei der Ernährung derselben eine Rolle. Ihre Glieder sind es, welche wir vorhin zum öfteren als Stütz- Trage- oder Richtungszellen kennen gelernt haben.

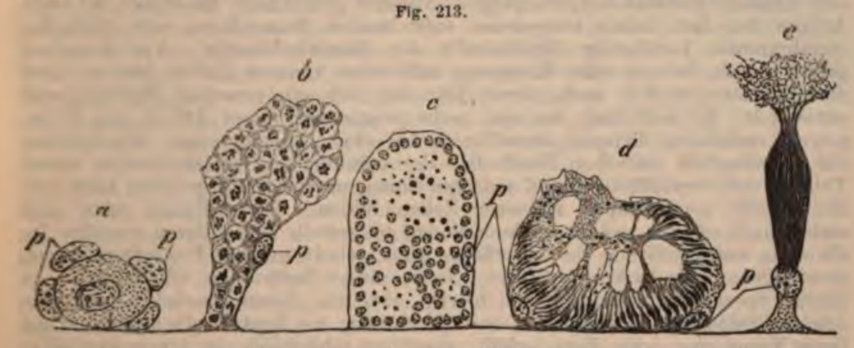
Aus der primären Samenzelle entwickelt sich durch wiederholte Teilung ein Zellenhaufen, während gleichzeitig auch das Protoplasma der Stützzellen wuchert und ein protoplasmatisches Fachwerk herstellt, welches mit seinen Maschen die Teilungsprodukte der primären Samenzelle jedes für sich umhegt (Fig. 213 *b*). Auf einem gewissen Höhepunkt angelangt, endet die Vervielfältigung der Zellen, das protoplasmatische Fachwerk im Verein mit einer kleinen Anzahl von ihm umschlossener Samenzellen zerfällt (Fig. 213 *c*), die

---

[1] RENSON, *Arch. de biologie.* 1882. T. III. p. 291. — GRUENHAGEN, *Ctrbl. f. d. med. Wiss.* 1885. p. 481 u. 737. — BIONDI, *Arch. f. mikrosk. Anat.* 1885. Bd. XXV. p. 594. — BENDA, *Verhandl. d. physiol. Ges. zu Berlin.* 1885 im *Arch. f. Physiol.* 1886.

protoplasmatische Grundmasse sammelt sich um die Kerne der Stützzellen (Fig. 213 *d*) und ordnet den Rest der nunmehr durch Auswachsen bereits die

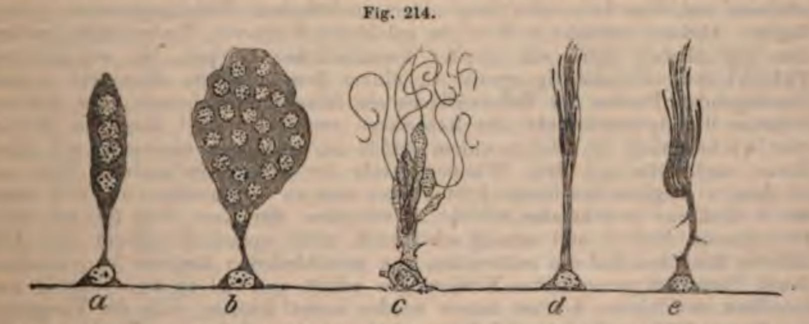
Fig. 213.



Spermatozoenform andeutenden jüngsten Nachkommen der Primärzelle zu radiär gestellten Büscheln (Fig. 213 *d*), welche, anfänglich nur locker gefügt, nach und nach durch langsam ablaufende Kontraktionsvorgänge in dem Protoplasma der Richtungszelle enger und enger zusammengefafst werden, um schliefslich mit der ihnen fest anheftenden Richtungszelle vereint die vorhin beschriebenen knospenförmigen Samenständer (Fig. 213 *e*) zu bilden.

Ganz ähnlichen Verhältnissen wie beim Frosche begegnet man aber auch bei den Säugetieren und beim Menschen. Unsre Abbildungen (Fig. 214

Fig. 214.



a b c d e) erläutern die stufenweise Entwickelung der Samenständer im Rattenboden. Auch hier finden wir als erste Anlage derselben einen rundlichen Haufen von Samenzellen, welche, durch ein protoplasmatisches Gerüstwerk untereinander verklebt, durch einen gleichbeschaffenen Strang mit einer zweiten der Wand des Hodenkanälchen anliegenden Zellenart zusammenhängen (Fig. 214 *a*, *b*). Die einzelnen runden Samenzellen wachsen sodann in die Länge und werden gleichzeitig aus ihrer ursprünglichen mehr der Achse des Hodenkanälchens genäherten Lage in eine wandständige übergeführt (Fig. 214 *c*); sie erscheinen nun wie kleine Kegel mit wandwärts gekehrten Spitzen und in letztere vorgerückten ebenfalls verlängerten Kernen. Ihre gänzliche Umwandlung zu Spermatozoen erfolgt in der Nähe des Kerns der Richtungszelle (Fig. 214 *c d*), auf welcher sie sich strahlenförmig ordnen (Fig. 214 *c d*). Den geschilderten Vorgängen in ihren Einzelheiten nachzugehen, müssen wir uns hier versagen; was wir mitgeteilt haben, genügt indessen vollauf zur Begründung des uns wesentlichen Satzes, dafs nämlich die Spermatozoen der Wirbeltiere, gerade wie die Eier derselben, epithelialer Abkunft sind, gleichviel ob einfache Kerne oder Zellen ihre nächste Grundlage bilden.

Wenden wir jetzt unsre Aufmerksamkeit der Spermabildung bei den wirbellosen Tieren zu, so stoſsen wir überall auf den vorhin beschriebenen sehr ähnliche Entwickelungsvorgänge. Äuſserst gewöhnlich findet sich als erste Anlage der fast immer truppweise entstehenden Samenfäden eine einfache, membranlose, kernhaltige Epithelzelle des Genitalschlauchs. Aus derselben gehen durch Teilung oder Knospung zahlreiche kleinere Zellen hervor, und diese letzteren sind es auch, deren jede aus sich ein einzelnes Spermatozoid entwickelt. So sieht man um ein recht prägnantes, einer Arbeit von BUCHHOLTZ[1] entlehntes Beispiel anzuführen, bei einer Nematodenart (*Enchyträus*) die ursprünglich einfachen Rundzellen des männlichen Genitalschlauchs durch Teilung sich vervielfältigen und jede von ihnen um eine umfangreicher bleibende Zentralzelle eine Gruppe kleinerer Zellen bilden, deren Menge mehr und mehr zunimmt, bis endlich Zellenkolonien hergestellt sind, deren einzelne Individuen knospenförmig der Oberfläche einer relativ groſsen Protoplasmakugel, dem sogenannten Diskus, aufsitzen. Jedes dieser Individuen wächst dann zu einem Spermatozoon aus; indem hierbei aber ein Zusammenrücken der einzelnen Bildungszellen stattfindet und gleichzeitig die Zentralzelle unter Verlust ihres Kerns eine ovale Form erhält, resultiert schlieſslich ein homogener ellipsoidischer Körper, dessen einer Pol von den strahlenförmig angeordneten fertigen Spermatozoiden bedeckt wird. Hinsichtlich der Frage, ob der ganze Zellleib oder nur der Kern an der Bildung der letzteren beteiligt sei, läſst sich aus den Untersuchungen von BUCHHOLTZ kein Aufschluſs gewinnen. Dagegen sind durch BUETSCHLI[2] Beobachtungen bekannt geworden, nach welchen für Arthropoden wenigstens nur der erstgenannte Entstehungsmodus in Betracht kommen würde. Auch hier sind Ursamenzellen vorhanden, welche als einfache kernhaltige mit amöboider Beweglichkeit begabte Protoplasmaklümpchen erscheinen und über kurz oder lang einem mehrfachen Teilungsprozesse unterliegen. Alsdann entsteht in den neu gebildeten kleineren Tochterzellen neben dem eigentlichen Kern ein zweiter kernähnlicher Körper, ein sogenannter Nebenkern. Gleichzeitig sproſst an einem dem letzteren diametral gegenüberliegenden Punkte der Zelloberfläche ein feiner Faden hervor, der spätere Schwanz des Spermatozoids; der Nebenkern zerfällt in zwei längliche Stücke oder wächst auch in toto zu einem Faden aus, welcher einerseits mit dem Kerne, anderseits mit dem Wimperfortsatz der Zelle verschmilzt. Dies geschehen, so beginnt das übrige Protoplasma sich zu verschmälern und sich längs des Nebenkerns in schmaler Schicht zu verteilen; der Kern tritt frei aus dem Protoplasma hervor und nimmt schlieſslich seine spezifische Form an. Ein näheres Eingehen auf die zahlreichen von verschiedenen Autoren an verschiedenen Tierarten gesammelten Erfahrungen würde uns viel zu weit führen, was dieselben uns lehren, kommt immer wieder darauf hinaus, daſs die Vorgänge der Spermabildung bei den höchsten und bei den niedersten Tierklassen in allen wesentlichen Punkten miteinander übereinstimmen. Mit welcher Beharrlichkeit aber an dem von uns mehrfach im Tierreich wiedergefundenen allgemeinen Entwickelungsgesetz festgehalten wird, wie einförmig trotz der wechselndsten Lebensbedingungen das unabänderlichen Gesetzen unterworfene Walten der organischen Naturkräfte abläuft, ergibt sich vielleicht noch klarer, wenn wir endlich noch einen vergleichenden Blick auf die Pflanzenwelt werfen, die Analoga des tierischen Samens und seiner Formelemente daselbst aufsuchen und ihre Genese betrachten. Es ist bekannt, daſs bei den Kryptogamen schon vor langer Zeit in einzelnen Fällen, jetzt aber in groſser Ausbreitung, Samenfäden gefunden worden sind, die nicht allein in ihrem Bau und sonstigen Verhalten den tierischen vollkommen entsprechen, sondern auch in bezug auf ihre Entstehungsweise die wunderbarste Übereinstimmung mit letzteren zeigen. Zur

---

[1] BUCHHOLTZ, *Schriften d. physikal.-ökonom. Gesellsch. zu Königsberg i/Pr.* III. Jahrgang. 1862. p. 1.

[2] BUETSCHLI, *Ztschr. f. wiss. Zool.* 1871. Bd. XXI. p. 402 u. 526. — Vgl. ferner DE LA VALETTE ST. GEORGE, *Arch. f. mikrosk. Anat.* 1886. Bd. XXVII. p. 1.

Beleuchtung der Entstehungsfrage führen wir folgende Details an. Unter den Algen ist bei Ödogonium, dessen Zeugungsvorgänge PRINGSHEIM so vortrefflich aufgeklärt hat, das Samenkörperchen der gesamte aus einer aufplatzenden Mutterzelle heraustretende Zellinhalt. Bei Vaucheria und Sphäroplea entstehen in einer Zelle aus deren Protoplasma, und zwar durch eine Art Furchung eines Teils des Inhalts, während ein andrer Teil unverändert bleibt, eine grofse Anzahl mit zwei Wimpern versehener kleiner Schwärmsporen, die als Samenfäden funktionieren. Von einer Deutung der letzteren als Zellkerne ist bei diesen Pflanzen ganz abzusehen, da die Zellen derselben überhaupt keine Kerne führen. Unter den höheren Algen erwähnen wir die Gattung Fucus, bei welcher die männliche Keimzelle mit kleinen, zarten, kugeligen Bläschen vollgepropft erscheint, deren jedes zu einem Samenelement wird. Von der Umwandlung eines Kerns der sekundären Bläschen zu den Schwärmsporen ist keine Rede. Interessant ist die Bildung bei den Moosen und Lebermoosen. Hier bildet sich in den Antheridien durch Furchung von wenigen Mutterzellen ein geschlossenes Gewebe kleiner würfelförmiger Zellen mit sehr kleinen durchsichtigen Kernen und trübem Inhalt. Später findet man in ihnen einen ellipsoidischen scharf begrenzten Ballen trüben Schleims in heller Flüssigkeit, welcher sich mit einer durch Jod sich bläuenden Membran umgibt und bald darauf im Inneren einen spiralig eingerollten Samenfaden enthält, welcher ausschlüpft und das Bläschen leer zurückläfst. Dafs dieses Bläschen der metamorphosierte Kern sei, wie SCHACHT früher behauptete, ist durchaus unwahrscheinlich; es ist dieses Bläschen offenbar aus dem Inhalt der Zelle gebildet, selbst eine Zelle, von deren Kern und einem etwaigen Auswachsen desselben zum Samenfaden aber nichts zu sehen ist. Ganz ähnlich verhält es sich bei den Farnkräutern und Equisetaceen, deren Antheridien durch Furchung einer einzigen Urmutterzelle zahlreiche Tochterzellen und aus einem Teil des Protoplasmas derselben die Samenfäden bilden. Die fertigen spiraligen Fäden schleppen den übrigen Teil des Protoplasmas, den man früher für die geplatzte Membran des Bildungsbläschens hielt, noch mit sich fort. Ganz analog ist endlich auch die Bildung der Samenelemente bei den Gefäfskryptogamen mit zweierlei Sporen.[1] Bei einer Marsilia z. B. sieht man in der sogenannten Mikrospore den regelmäfsigsten Furchungsprozefs verlaufen, durch welchen der gröfsere Teil des Protoplasmas (ein kleiner bleibt auch hier bis zu Ende unbeteiligt) in zwei, vier, acht u. s. w., endlich zweiunddreifsig Kugeln zerklüftet wird, welche in zwei Haufen zu je sechzehn verteilt in der Mutterzelle liegen. Jede solche Kugel entwickelt aus einem Teil ihres Protoplasmas einen spiraligen Samenfaden. Kurz in allen diesen Fällen entstehen die Samenfäden unzweifelhaft aus dem Protoplasma von Zellen, mögen dies die ursprünglichen Keimzellen oder eine sekundäre oder tertiäre Tochterzellenbrut sein, niemals aus oder gar innerhalb von Kernen. Welcher Teil bei den höheren phanerogamen Pflanzen dem tierischen Samenfaden entspricht, ist noch immer streitig. Es liegt zwar am nächsten, dem Pollenkorn diese Rolle zuzuschreiben, allein es gibt auch gewichtige Bedenken dagegen. Das Pollenkorn ist unstreitig eine Zelle, aber der Pollenschlauch, die ausgewachsene Cellulosemembran derselben, dringt nicht, wie der tierische Samenfaden (und die Samenelemente vieler Kryptogamen, Ödogonium, Fucus), in die zu befruchtende weibliche Keimzelle ein, sondern befruchtet, so viel wir wissen, nur durch endosmotische Abgabe seines Inhalts. Will man den Pollenschlauch der tierischen Bildungszelle parallelisieren, so fehlt ein direkter Beweis; vielfache Bemühungen, diesen durch Auffindung geformter samenfädenartiger Inhaltselemente zu führen, sind bis jetzt vergeblich gewesen. Weiter auf diese Verhältnisse einzugehen, verbietet der Raum.

---

[1] Vgl. HOFMEISTER, *Abhdl. der k. sächs. Ges. d. Wiss.* 1855. Bd. IV. p. 121; 1857. Bd. V. p. 603. — HANSTEIN. PRINGSHEIMS *Jahrb. f. wiss. Botan.* 1856—66. Bd. IV. p. 197.

§ 173.

Die Bewegung der Samenfäden.[1] Die auffallendste Eigentümlichkeit der Samenkörperchen ist ihre Bewegungsfähigkeit, welche mit wenigen Ausnahmen allen Formen derselben zukommt. Jedes Samenkörperchen zeigt, so lange es sich unter geeigneten Bedingungen befindet, unter dem Mikroskop regelmäſsige rhythmische Bewegungen, verschiedene Arten von Gestalt- und Lageveränderungen seiner Teile, durch welche sekundär in der Mehrzahl der Fälle Ortsbewegung hervorgebracht wird. Es ist Thatsache, daſs diese Bewegungen eine spezifische Lebenserscheinung darstellen, daher mit Recht als „vitale" bezeichnet werden, insofern sie nur unter dem Einfluſs des Lebens zustande kommen, von einer bestimmten durch die Lebensprozesse gebildeten und unterhaltenen Beschaffenheit der beweglichen Gebilde selbst abhängig sind. In früherer Zeit waren es diese Bewegungen, welche den allgemeinen Irrglauben hervorriefen und hartnäckig unterhielten, daſs die Formelemente des Samens mit willkürlichem Bewegungsvermögen begabte Tiere seien; man nannte sie daher Samentierchen, suchte nach tierischer Organisation in ihnen, vindizierte ihnen Urzeugung, indem man sie mit Infusionstierchen in eine Kategorie stellte, ersann wunderbare animale Rollen für sie bei der Befruchtung, betrachtete sie wohl gar als Homunculi, als die Embryonen der Embryonen, alles, ohne mit nüchterner Kritik die Beweise für ihre Tiernatur geprüft zu haben. Es blieb KOELLIKER vorbehalten, mit einem vernichtenden Schlage diesen Fabeln ein Ende zu machen, den strengen Beweis zu führen, daſs die Samenfäden Gewebselemente, ihre Bewegungen ebensowenig willkürliche Aktionen eines Tierorganismus sind, als die Schwingungen eines Flimmerhärchens, oder die Kontraktion einer Muskelfaser, oder die Tänze einer Schwärmspore.

Die Bewegungen sind verschiedener Art, ihr Modus wird ausschlieſslich durch die Form der Samenfäden bedingt; die Gestalt und Schwere der Köpfe, die Länge der Fäden u. s. w. sind die Momente,

---

[1] Vgl. DONNÉ, *Nouv. exper. sur les animalc. sperm.* Paris 1837; *Cours de microscop.* etc. Paris 1845. p. 290. — KRAEMER, *Observ. microscop. et experim. de motu spermatozoorum.* Dissert. Göttingen 1842. — QUATREFAGES, *Annal. des scienc. natur.* 1850. T. XIII. p. 111. — R. WAGNER, *Lehrb. der Physiol.* III. Aufl. p. 19. — FUNKE, *Fortsetzung von* GUENTHERS *Lehrb. d. Physiol.* 1853. Bd. II. p. 1022. — LEUCKART, R. WAGNERS *Hdwrtbch.* Art. *Zeugung.* Bd. IV. p. 822. — ANKERMANN, *De motu et evol. filor. sperm. ranar.* Dissert. Königsberg 1854. — MOLESCHOTT u. RICCHETTI, *Wiener med. Wochenschr.* 1855. No. 18. p. 273; *Cpt. rend.* 1855. T. XL. p. 707. — KOELLIKER, *Beitr. z. Kenntniss d. Geschlechtsversch. u. d. Saamenfäden wirbelloser Thiere.* Berlin 1841. p. 66; *Verhdl. d. Würzburger phys.-med. Ges.* 1855. p. 80; *Ztschr. f. wiss. Zool.* 1856. Bd. VII. p. 201. — SCHNEIDER, *Monatsber. d. Berlin. Akad. d. Wiss.* April 1856. p. 192. — CLAPARÈDE, *Ztschr. f. wiss. Zool.* 1858. Bd. IX. p. 125. — GROHE, *Arch. f. pathol. Anatom.* 1865. Bd. XXXII. p. 401. — SCHWEIGGER-SEIDEL, *Arch. f. mikrosk. Anat.* 1865. Bd I. p. 309. — TH. EIMER, *Verhdl. d. phys.-med. Ges. zu Würzburg.* 1874. Bd. VI. p. 93.

welche bestimmend einwirken. Bringen wir einen Tropfen frisch ejakulierten Samens vom Menschen oder von einem Säugetier unter das Mikroskop, so bemerken wir ein lebhaftes regelloses Durcheinanderwimmeln der dicht gedrängten Samenfäden, ähnlich, wie wir es beim allgemeinen Überblick eines Ameisenhaufens beobachten. Entlehnen wir den Samen unmittelbar dem Hoden eines eben getöteten brünstigen Tiers, so sind die Bewegungen meist weniger lebhaft, wenn sie auch nicht immer gänzlich fehlen, wie ANKERMANN fälschlich behauptet hat. Wenden wir unsre Aufmerksamkeit nur einem einzelnen Samenfaden zu, so sehen wir, daſs seine Bewegungen in rhythmischen, wellenförmigen Schlängelungen des Fadens bestehen, durch welche der Körper geradeaus vorwärts geschoben wird. Bei unbefangener Betrachtung vermissen wir an diesen pedantisch regelmäſsigen Bewegungen jede Eigentümlichkeit, welche ihnen das Gepräge der Willkürlichkeit aufdrücken könnte. Nie sieht man einen Samenfaden in Kreisen oder Zickzacklinien umherirren, plötzlich stillstehen, umkehren, bald langsam bald schnell wandern, sondern immer geradeaus, bis ihm ein Hindernis den Weg versperrt, immer im gleichen Tempo, wenn nicht nachweisbare verzögernde oder beschleunigende Einflüsse, die wir gleich kennen lernen werden, auf ihn einwirken. Im frisch ejakulierten Samen eines Säugetiers ist die Geschwindigkeit am gröſsten, und zwar legt nach HENLES Messungen ein Samenfaden den Weg von einem Zoll in 7½ Minuten, nach KRAEMER in 9—22 Minuten zurück. Allmählich nimmt die Geschwindigkeit ab, und ebenso die Energie, so daſs ein Zeitpunkt eintritt, wo die langsamen trägen Schwingungen des Fadens dem Widerstand des Köpfchens nicht mehr gewachsen sind, der Samenfaden daher an Ort und Stelle bleibt, bis endlich auch die Schwingungen gänzlich erlöschen. Über die verschiedenen Bewegungsmodi bei den verschiedenen Formen der Samenfäden läſst sich folgendes allgemeine sagen. Überall ist der sogenannte Schwanz das aktive Bewegungsorgan, wo ein Faden fehlt, vermissen wir auch die Bewegung, es sind daher z. B. ebensowohl jene eigentümlichen federhutartigen Körperchen von Julus als auch die Strahlenzellen der Dekapoden unbeweglich. Auch die becherförmigen Samenelemente der Nematoden hielt man bisher für unbeweglich, und in der That gehen ihnen solche lebhafte Gestaltsveränderungen und Lageveränderungen, wie wir sie bei den Samenfäden beschrieben, vollständig ab. Dafür beobachtete SCHNEIDER „amöbenartige" Bewegungen an ihnen, welche, wie bei den Amöben, auf sehr langsamen Gestaltsveränderungen, wechselndem Auswachsen und Zurückziehen einzelner Fortsätze ihrer Substanz beruhen. CLAPARÈDE bestätigte diese Beobachtung. Wo der Faden vorhanden ist, bestimmt das Verhältnis seiner Länge zum Körper den Modus der Bewegung. Ist der Faden kurz, so führt er nur pendelartige Schwingungen oder einseitige Krümmungen aus, so daſs die Lokomotion des ganzen

Samenkörperchens einen hüpfenden Charakter annimmt. Je länger der Faden ist, desto komplizierter sind seine Bewegungen, sei es, daſs sie aus wellenförmigen Schlängelungen nach Art eines an einem Ende angestoſsenen Seils bestehen, oder schraubenförmiger Natur sind, wie z. B. bei den Samenfäden der Singvögel mit korkzieherförmigen Körpern. Bei den eigentümlichen Samenelementen der Salamander und Tritonen besteht die Bewegung aus einem wellenförmigen Flottieren der vorhin erwähnten flossenartigen Membran von solcher Geschwindigkeit, daſs sie den Eindruck des Flimmerns macht.

Der Satz, daſs bei den Samenkörperbewegungen der Faden allein aktiv sei, ist von GROHE angegriffen worden, indem derselbe auch am Kopf aktive Kontraktionen beobachtet haben will und sogar behauptet, daſs dieselben den primären Akt der Bewegung darstellen, durch welchen erst sekundär die Bewegungen der Fäden angeregt würden.

Diese aktive Kontraktion soll dem Kopf alle möglichen Formen erteilen, so daſs er bald sphärisch, bald elliptisch, bald kegel-, bald biskuitförmig erscheint; bei den Samenkörperchen verschiedener Säugetiere, besonders der Meerschweinchen, soll sich das vordere Ende des Kopfs häufig umklappen, oder der ganze Kopf sich in Falten legen. Ferner beschreibt GROHE als Folge ungleicher Kontraktionen der kontraktilen Masse des Kopfs das wechselnde Auftreten kleinerer oder gröſserer Vakuolen in demselben und das Hervortreten einer blasigen Auftreibung am Anfang des Fadens. Nach beendeter Kontraktion des Kopfs, während derselbe rasch zu seiner ursprünglichen Form zurückkehrt, soll unmittelbar die Bewegung des Fadens, welche die Lokomotion bewirkt, eintreten. Besonders deutlich soll dieses Verhalten an eingetrockneten Samenkörpern, welche durch Zusatz von Zucker- oder Salzlösungen wieder in Bewegung versetzt werden, hervortreten. Im Froschhoden fand GROHE walzenförmige Köpfe noch ohne alle Fortsätze, welche er auf Zusatz von destilliertem Wasser in lebhafte Bewegung unter den verschiedensten Kontraktionszuständen geraten sah.

Diese Angaben GROHES haben bisher noch von keiner Seite Bestätigung gefunden. SCHWEIGGER-SEIDEL leugnet nicht nur mit Bestimmtheit die Gestaltsveränderungen des Kopfs bei den normalen Samenkörperbewegungen, sondern spricht auch den von ihm unterschiedenen Mittelstücken die Teilnahme an den aktiven Bewegungen ab und führt gegen die von GROHE behauptete sekundäre Erregung der Fäden vom Kopf aus die schon von KOELLIKER und ANKERMANN konstatierte Thatsache an, daſs abgerissene Fäden fortfahren sich lebhaft zu bewegen. Wiewohl nun auch wir an dem Köpfchen freibeweglicher Spermatozoiden verschiedener Wirbeltiere niemals eine Beobachtung gemacht haben, welche einer aktiven Kontraktilität desselben das Wort reden könnte, so möchten wir trotzdem dem verneinenden Urteil SCHWEIGGER-SEIDELS nicht schlechtweg beistimmen. Denn einerseits ist durch KUPFFER und BENECKE[1] über Formveränderungen des Spermatozoidenköpfchens während seines Eindringens

---

[1] KUPFFER u. BENECKE, *Der Vorgang der Befruchtung am Ei der Neunaugen.* Königsberg 1878. p. 13.

in die Eihüllen berichtet worden, für welche diese Forscher eine eigne Kontraktilität des Köpfchens verantwortlich zu machen nicht abgeneigt sind, anderseits kann mindestens die selbständige Kontraktilität des Mittelstücks seit EIMERS[1] Untersuchungen keinem berechtigten Zweifel ausgesetzt sein.

Bevor wir an die schwierige Frage nach der Natur und den Ursachen der Samenfädenbewegungen gehen, müssen wir uns eine Grundlage dazu in der Betrachtung der mannigfachen Umstände, welche auf die Bewegungen der Samenfäden irgend einen Einfluſs ausüben, der erfahrungsmäſsig festgestellten Bedingungen schaffen, unter welchen diese Bewegungen erhalten, beeinträchtigt oder gänzlich aufgehoben werden. Es ist hierüber in alter und neuer Zeit vielfach experimentiert worden, freilich oft von gänzlich falschen Gesichtspunkten aus; manche wichtige Thatsache ist schon älteren Ursprungs; die umfassendsten, gründlichsten Untersuchungen aber sind von KOELLIKER ausgeführt worden. Die wichtigsten Thatsachen sind folgende. Setzt man zu einem Tropfen Samen Flüssigkeiten oder Lösungen organischer oder anorganischer Substanzen, so beobachtet man entweder ein mehr oder weniger schnelles Erlöschen der Bewegungen, oder eine eben so lange Fortdauer derselben, als im unvermischten Samen, oder auch eine Vermehrung der Energie, ja unter Umständen eine Wiedererweckung der vorher von selbst, oder durch gewisse Agenzien zur Ruhe gekommenen Bewegungen. Von wesentlichstem Einfluſs nicht allein auf die Intensität, sondern auch auf die Art der Einwirkung ist die Konzentration der angewandten Lösungen; es gibt, wie wir sogleich sehen werden, Stoffe, welche, in gewisser Konzentration dem Samen zugemischt, unschädlich sind, oder sogar belebend wirken, in andern Konzentrationen die Bewegungen mehr oder weniger stören. Nur bei einer kleinen Anzahl der geprüften Substanzen ist die Art ihres Einflusses auf die Bewegungen ohne weiteres erklärlich; selbstverständlich heben alle solche Stoffe die Bewegungen auf, welche entweder die Substanz der Samenfäden nachweisbar chemisch verändern, oder die Zwischenflüssigkeit in der Art umwandeln, daſs dieselbe die Bewegungen mechanisch hemmt, wie dies z. B. der Fall ist, wenn das in ihr enthaltene Eiweiſs koaguliert wird. Da die Samenfäden verschiedener Tierklassen sich nicht vollkommen gleich gegen alle Agenzien verhalten, wie besonders KOELLIKER erwiesen hat, so wollen wir zunächst das für die Samenfäden der Säugetiere ermittelte besprechen. Reines Wasser, welches man für den indifferentesten Körper halten sollte, hebt die Bewegungen schnell und vollständig auf, augenblicklich, wenn man es auf einmal in Menge zusetzt, nach $^1/_4$—1 Minute, wenn man es allmählich zuflieſsen läſst; als nächste Ursache des Stillstands zeigt sich eine eigentümliche Gestaltveränderung, fast alle Samenfäden bilden

---

[1] TH. EIMER, *Verhdl. d. phys.-med. Gesellsch. zu Würzburg.* 1874. Bd. VI. p. 93.

Ösen, indem der hintere Teil des Fadens schlingenförmig nach vorn umgebogen, oft um den vorderen spiralig aufgerollt ist, wie es zuerst v. SIEBOLD beschrieben hat. Die durch Wasser zur Ruhe gebrachten Samenfäden sind nicht, wie man bisher allgemein annahm, vollständig ihres Bewegungsvermögens beraubt, sondern können nach KOELLIKERS höchst interessanter Entdeckung durch gewisse Mittel wieder in Bewegung gebracht werden. Setzt man zu solchem mit Wasser behandelten Samen Blutserum, Lösungen von Zucker, Eiweifs, Harnstoff zu 10, 15, 30%, konzentrierte Lösungen von Glycerin und Amygdalin, von phosphorsaurem Natron (HNa_2PO_4) zu 5—10%, Kochsalz zu 1—10%, Zucker mit $^1/_{1000}$ Kali, so rollen sich die zusammengebogenen Fäden wieder auf und bewegen sich wieder lebhaft, mehr oder weniger lange, je nachdem die zugesetzte Lösung in der angewandten Konzentration an sich den Bewegungen ungünstig oder günstig ist. Von tierischen Flüssigkeiten unterhalten alle diejenigen die Bewegungen, welche nicht durch zu geringe Konzentration wie Wasser wirken, oder durch bedeutende Zähigkeit mechanische Hindernisse setzen, oder, wie die stark sauer oder stark alkalisch reagierenden, auf chemischem Wege eine schädliche Bedeutung entfalten. Entnimmt man dem Hoden Samen mit ruhenden oder schwach beweglichen Fäden, so ruft Zusatz von Lymphe, Blutserum, Eiereiweifs, *humor vitreus* lebhafte anhaltende Bewegungen hervor. Ganz besonders günstig wirken die Sekrete, welche die physiologischen Verdünnungsmittel des Hodensekrets bilden, die Sekrete der Samenblasen, der Prostata, des Uterus masculinus und der COWPERschen Drüsen, sicher auch die Sekrete der weiblichen Leitungswege, wie aus der Thatsache hervorgeht, dafs die bei der Begattung übergeführten Samenfäden in dem Uterus oder dem Eileiter mehrere Tage lang ihre Beweglichkeit bewahren; der saure Vaginalschleim und das sehr zähe Sekret des Uterushalses sollen die Bewegung aufheben. Speichel wirkt wie Wasser, mag er alkalisch oder sauer reagieren, er verursacht Ösenbildung und sistiert die Bewegungen; unschädlich wird er durch Zusatz indifferenter seine Konzentration erhöhender organischer und unorganischer Stoffe. Neutraler oder schwach alkalischer, nicht zu dünner Harn stört die Bewegungen nicht merklich, wohl aber saurer Harn, auch wenn die saure Reaktion von saurem phosphorsaurem Natron herrührt, sowie stark ammoniakalischer Harn. Ebenso ist alkalische Milch unschädlich, saure schädlich; frische Galle beeinträchtigt die Bewegungen, weniger wenn man sie konzentrierter macht; alkalischer Schleim, sobald er einen mittleren Zähigkeitsgrad nicht überschreitet, hindert die Bewegungen nicht. Eine grofse Anzahl indifferenter organischer Substanzen: Zucker, Harnstoff, Glycerin, Salicin, Amygdalin beeinträchtigen die Bewegungen nicht, wenn sie in Lösungen mittlerer Konzentration zugesetzt werden, allzu konzentrierte Lösungen heben die Bewegungen auf, zu verdünnte

wirken wie Wasser; sind die Samenfäden durch solche Lösungen von zu großer Konzentration zum Stillstand gebracht, so ruft eine passende Verdünnung die Bewegungen wieder hervor. Beispielsweise fand KOELLIKER, daß in Traubenzuckerlösungen von 30% die Samenfäden aller Säugetiere zur Ruhe kommen, in Lösungen von 15% oder 1060 spezifischem Gewicht sich wieder lebhaft zu regen beginnen, dagegen, wenn das spezifische Gewicht auf 1010 sinkt, unter Ösenbildung absterben. Lösungen von Gummi, Dextrin, Pflanzenschleim wirken stets in hohem Grade schädlich, mögen sie verdünnt oder konzentriert angewendet werden, die Samenfädenbewegung erlischt unter Ösenbildung wie in reinem Wasser; KOELLIKER erklärt diese auffallende Thatsache durch die nicht unwahrscheinliche, übrigens auch anderweitig gestützte Hypothese, daß die genannten Stoffe in Wasser gar keine wahren Lösungen bilden, sondern nur aufquellen, so daß bei ihrer Zusammenkunft mit Samenfäden zunächst nur das ihnen beigegebene Wasser zur Geltung gelangt. In früherer Zeit, als man die Spermatozoen noch für Tiere hielt, hat man wiederholt mit narkotischen Stoffen experimentiert, in der Voraussetzung, daß dieselben die Bewegungen jener Gebilde, wie alle wahren durch erregte Nerven bewirkten Muskelbewegungen, lähmen müßten. Man fand nun zwar, daß z. B. Opiumtinktur die Bewegungen augenblicklich aufhob, und trug sogar kein Bedenken, diesen Erfolg dem Opium, nicht dem Weingeist der Tinktur, zuzuschreiben, ja sogar in diesem Erfolg einen Beweis für die tierische Natur der Samenfäden zu erblicken; allein weitere Versuche haben gelehrt, daß die Narcotica in wässeriger Lösung unschädlich sind, wenn ihre Lösung nicht durch zu starke Verdünnung wie Wasser wirkt. Als schädliche organische Substanzen sind zu nennen Alkohol, Äther, Chloroform, Kreosot, Gerbsäure, Essigsäure, nach KOELLIKER auch die ätherischen Öle. Von besonderem Interesse ist das Verhalten der anorganischen Salze gegen die Samenfäden, welches ebenfalls zuerst von KOELLIKER genauer erforscht worden ist. Metallsalze sind im allgemeinen schädlich, sie hemmen die Bewegungen, wenn sie nicht in verschwindend geringer Menge, mit indifferenten konzentrierten Lösungen vermengt, angewendet werden. Sublimat schadet noch, wenn eine unschädliche Zuckerlösung mit nur $^1/_{1000}$ przt. davon versetzt wird. Alle neutralen Alkali- und Erdsalze unterhalten, jedoch nur in Lösungen von bestimmter Konzentration, die Bewegungen, oder bringen auch ruhende Samenfäden in neue Bewegung, eine Beobachtung, welche für phosphorsaures Natron und die kohlensauren Alkalien zuerst von MOLESCHOTT und RICCHETTI gemacht worden ist. Der günstigste Konzentrationsgrad ist bei verschiedenen Salzen verschieden; so wirken von den chlor- und salpetersauren Alkalien Lösungen von 1 przt. am günstigsten, während in solchen von 2—3 przt. oder von $^1/_2$ przt. nur vereinzelte schwache Bewegungen bemerkbar sind; phosphorsaures und schwefelsaures Natron, schwefelsaure Magnesia und Chlorbaryum dagegen bedürfen einer

Konzentration von 5 przt., um günstig zu wirken, während Lösungen über 10 przt. und unter 2 przt. hier absolut schädlich sind. Die kohlensauren Alkalien erregen in Lösungen von 1—3 przt. sehr energische, lebhafte, aber nur wenige Minuten anhaltende Bewegungen. Von allen Salzen, welche in gewissen Konzentrationen günstig wirken, verhalten sich verdünntere Lösungen wie Wasser, hemmen die Bewegung unter Ösenbildung, doch so, dafs dieselbe durch Zusatz stärker konzentrierter Lösungen des betreffenden Salzes (oder auch konzentrierter Lösungen indifferenter Stoffe) wieder hervorgerufen wird. Umgekehrt lassen sich die Bewegungen, wenn sie durch zu konzentrierte Lösungen aufgehoben worden sind, durch Verdünnung mit Wasser wieder erwecken. Mineralsäuren wirken in hohem Grade ungünstig auf die Samenfäden, Salzsäure z. B. noch, wenn sie zu $^{1}/_{5200}$ przt. einer günstigen Zuckerlösung zugesetzt wurde. Ebenso sind die sauren Salze schädliche Agenzien. Dagegen sind die kaustischen Alkalien wahre und kräftige Erreger nach KOELLIKERS Entdeckung, indem sie zur Ruhe gekommene, durch kein andres Mittel mehr erweckbare Samenfäden wieder in die lebhafteste Bewegung bringen. Setzt man reine Alkalilösungen zu Samen, so dauert diese wiedererweckte Bewegung nur äufserst kurze Zeit, um so kürzer, je konzentrierter die Lösung ist, da die erregende Wirkung derselben mit einer chemischen Zersetzung der Samenfädensubstanz Hand in Hand geht. KOELLIKER gibt an, dafs die Erscheinung bei 1—5prozentigen Lösungen am besten zu beobachten ist, doch auch 40—50prozentige Lösungen oft noch sehr schön wirken; am lebhaftesten sind die wiedererweckten Bewegungen, wenn sie vorher in günstigen Lösungen indifferenter Stoffe zur Ruhe gekommen sind; doch werden sie auch dann noch durch kaustische Alkalien neu erregt, wenn sie durch zu konzentrierte Salzlösungen, nicht aber, wenn sie durch Wasser sistiert waren. Setzt man Ätzkali in äufserst geringen Mengen ($^{1}/_{1000}$—$^{1}/_{2000}$ przt.) zu günstigen Zuckerlösungen, so erhält man eine Flüssigkeit, in welcher die Samenfädenbewegungen sich aufserordentlich lange und lebhaft erhalten, länger als in der gleichen Zuckerlösung ohne Kali. Natron und Ammoniak verhalten sich in jeder Beziehung wie Kali. Dies sind die wichtigsten die Samenfäden der Säugetiere betreffenden Thatsachen. Was die übrigen Tiere anlangt, so hat KOELLIKER mit den Samenfäden einzelner Repräsentanten der Vögel, Amphibien und Fische vergleichende Versuche angestellt und gefunden, dafs die der Vögel fast vollkommen mit denen der Säugetiere übereinstimmen, die der Amphibien (Frosch) und Fische dagegen sich dadurch unterscheiden, dafs die günstigen Konzentrationsgrade der Salze weit niedriger liegen, Wasser daher auch weit weniger schädlich einwirkt als bei den Säugetieren.

Wir wenden uns nun zur Erörterung der Frage nach der Natur dieser Bewegungen, nach den Kräften, welche sie hervorbringen, und dem Wesen der eben beschriebenen förderlichen

und hinderlichen Wirkungen äufserer Agenzien. Endgültige, exakte Antworten sind leider nicht zu geben, nur einige Annahmen, welche man in früherer Zeit für diskutierbar hielt, sind definitiv beseitigt worden. So fällt es niemand mehr bei, die Bewegungen der Samenfäden den willkürlichen Aktionen tierischer Individuen gleich zu erachten, und seit LEUCKARTS und KOELLIKERS Untersuchungen hat man es auch aufgegeben, die Anschauung weiter zu verteidigen, dafs die Bewegung der Spermatozoen durch eine physikalische Wechselwirkung zwischen den genannten Elementen und der sie umgebenden Flüssigkeit[1], etwa durch endosmotische Strömungen[2], bedingt werde; als Basis aller Erörterungen dient jetzt nur der feststehende Satz, dafs die Samenfäden Gewebselemente sind, wie die Muskelfasern oder die Cilien des Flimmerepithels, und dafs ihre Bewegung ebenso wie diejenige der Muskelsubstanz oder der Flimmerhärchen als eine selbständige Lebensäufserung anzusehen sei. Welche Kräfte dieselbe hervorrufen, wissen wir nicht. Wenn KOELLIKER die Vermutung ausgesprochen hat, dafs „chemische Umsetzungen in der Substanz der Samenfäden, durch welche vielleicht elektrische Kräfte erweckt werden", die letzte Ursache der fraglichen Bewegungserscheinung ausmachten, so ist damit bei dem gänzlichen Mangel positiver Belege für diese Hypothese wenig gewonnen. Für die Annahme elektrischer Wirkungen liegt nicht der geringste Anhalt vor, und der Voraussetzung chemischer Umsetzungsprozesse kann nur von dem allgemeinen Gesichtspunkte aus beigepflichtet werden, dafs, wie alle vom tierischen Organismus verausgabte lebendige Kraft, so auch die von den Samenfäden entwickelte höchst wahrscheinlich in letzter Instanz auf chemische Umsetzungen zurückzuführen sein dürfte. Vorläufig läfst sich nichts weiter thun, als die Samenfädenbewegung der grofsen Klasse von Bewegungserscheinungen, welche durch die Kontraktilität tierischen Protoplasmas hervorgebracht werden, einzureihen. Alle Äufserungen dieser Kontraktilität, trete sie nun als Kontraktion einer quergestreiften oder glatten Muskelfaser, als Formveränderung eines farblosen Blutkörperchens, als Cilienschwingung einer Flimmerepithelzelle oder in irgend welcher Form an der sogenannten Sarkode eines niederen Tieres u. s. w. auf, sind noch ungelöste Rätsel. Dasselbe gilt daher für die Samenfädenbewegung, und damit ist auch ein völliges Verständnis der günstigen und ungünstigen Wirkungen äufserer Agenzien auf die Bewegungen noch unmöglich gemacht. Es läfst sich wohl im allgemeinen aussprechen, dafs diese und jene Agenzien durch Veränderung der chemischen und physikalischen Konstitution, durch Zersetzung oder Quellung der Samenfädensubstanz

---

[1] O. FUNKE, *Lehrb. d. Physiol.* 4. Aufl. Bd. II. p. 1022.
[2] ANKERMANN, a. a. O.

ihre Kontraktilität vernichten, die erregende Einwirkung der Alkalien z. B. aber ist noch ebenso unerklärlich wie das Wesen der Reizwirkungen überhaupt, mögen sie nun in Muskeln, Flimmerepithel oder Samenfäden zur Erscheinung gelangen.

§ 174.

Chemische Konstitution des Samens.[1] Unsre Kenntnisse von der Mischung des Sperma sind kaum belangreicher als die von der Zusammensetzung des weiblichen Keimstoffs, des Eies. So klar für beide auf der Hand liegt, daſs ihre physiologischen Funktionen im allernächsten Kausalitätsverhältnis zu ihrer chemischen Konstitution stehen müssen, so sind wir doch weder die Substanz, welche die Samenfäden bildet, noch die organischen Bestandteile der Zwischenflüssigkeit genau zu charakterisieren imstande. Die älteren Analysen von VAUQUELIN, JOHN und LASAIGNE sind zum Teil mit ejakuliertem Sperma angestellt, die späteren von FRERICHS mit dem Saft, welchen er durch Auspressen zerschnittener Hoden brünstiger Tiere (Karpfen, Hahn, Kaninchen) erhielt, diejenigen GROHES mit Heringsmilch; KOELLIKERS Untersuchungen betreffen fast ausschlieſslich reines Hodensekret. Erst FRERICHS und nach ihm MIESCHER haben sich bemüht, Formelemente und Zwischenflüssigkeit des Samens voneinander zu trennen, um beide im isolierten Zustand einer chemischen Prüfung zu unterwerfen.

Der Samen der Säugetiere stellt im Nebenhoden eine ziemlich dickflüssige Masse dar, wird aber auf seinem Wege durch Samenleiter, Samenblasen, Prostata und COWPERsche Drüsen infolge neu hinzutretender Ausscheidungen bedeutend dünnflüssiger; das ejakulierte Sperma ist demnach an festen Bestandteilen relativ ärmer als das eigentliche Hodensekret. Nach KOELLIKER gibt letzteres beim Stiere etwa 17,6 przt., beim Pferde 18,06 przt. Trockenrückstand, wobei freilich nicht ermittelt ist, wieviel davon den Samenfäden, wieviel der Zwischenflüssigkeit angehört. Das Sperma des Stiers besitzt nach MIESCHER stets saure Reaktion. Den unreifen Stiersamen fand KOELLIKER bei weitem wasserreicher als den reifen, ersterer enthielt 11,736 przt. feste Bestandteile; ebenso gab die gesamte Hodensubstanz des Stiers beim Trocknen weniger festen Rückstand als das Hodensekret für sich, nämlich nur 13,035 przt. Daſs der ejakulierte Samen dünner als der Hodeninhalt sein muſs, folgt schon aus dem mikroskopisch nachgewiesenen Unterschied in der relativen Menge der Zwischenflüssigkeit, welche doch sicher verdünnter als die Samenfädensubstanz ist, aber auch aus VAUQUELINS

[1] Vgl. VAUQUELIN in BERZELIUS' *Lehrb. der Chem.* Bd. IV. p. 634. — FRERICHS, WAGNER u. LEUCKART, Art. *Semen in* TODDS *Cyclopaed.* London 1850. p. 680. — KOELLIKER, *Ztschr. f. wiss. Zool.* 1856. Bd. VII. p. 201. — LEHMANN, *Lehrb. d. physiol. Chem.* Bd. II. p. 301. — MIESCHER, *Verhdl. d. naturf. Ges. zu Basel.* 1874. Bd. VI. p. 138, u. *Ber. der deutschen chem. Ges.* 1874. Bd. VII. p. 376. — GORUP-BESANEZ, *Lehrb. d. physiol. Chem.* 3. Aufl. Braunschweig 1874. p. 323 u. 460.

Analysen, welcher im ejakulierten menschlichen Sperma nur etwa 10 przt. feste Bestandteile fand. Die Flüssigkeit, welche Koelliker der Samenblase eines brünstigen Frosches entnahm, war sehr arm an festen Bestandteilen, enthielt davon nur 2,341 przt. Im Inhalt der Froschhoden fand Koelliker 14,24 przt. feste Bestandteile, und rechnet davon 2—4 przt. auf die Hodensubstanz, Blutgefäfse und Blut, so dafs 10—12 przt. dem Samen bleiben. Hierdurch glaubt er seinen aus dem Verhalten der Samenfäden gegen verschiedene Agenzien gezogenen Schlufs, dafs sie wasserreicher als diejenigen der Säugetiere sind, bestätigt zu haben, was indessen nicht angeht, da er die relative Menge der Fäden und der Samenflüssigkeit nicht im mindesten berücksichtigt hat; es könnte deshalb trotz der geringeren Konzentration des Gesamtsamens die Samenfädensubstanz selbst sogar noch dichter als bei Säugetieren sein. Am konzentriertesten ist nach Koelliker der Samen der Fische; der des Karpfens gab 24,11 przt. festen Rückstand.

Über die chemische Beschaffenheit der Samenfäden, welche zu kennen sehr wünschenswert ist, seitdem wir wissen, dafs diese Elemente bei der Befruchtung in das Ei eindringen, läfst sich nichts Befriedigendes sagen. Gewifs ist, dafs sie keine durchweg homogenen Bildungen sind. Dies geht schon aus der mikroskopisch wahrnehmbaren verschiedenen Tinktionsfähigkeit ihrer einzelnen Abteilungen durch gewisse Farbstoffe (Karmin[1], Hämatoxylin[2], Chlorgold, Chinolinblau[3]) hervor. Sehr sorgfältig hat Koelliker ferner die Widerstandsfähigkeit der Samenfäden gewissen Reagenzien gegenüber studiert und dabei gefunden, dafs hierin zwischen den verschiedenen Tierklassen beträchtliche Abweichungen bestehen, während Frerichs ausdrücklich für ein identisches Verhalten eingetreten war. Die Spermatozoen der Säugetiere sind nach Koelliker unlöslich in konzentrierter Schwefelsäure, konzentrierter Salpetersäure (welche sie etwas gelb färbt), konzentrierter Essigsäure (selbst beim Kochen) und kalter konzentrierter Salzsäure; Kochen mit Salzsäure macht die Körper sehr blafs, während die Schwänze dadurch verkürzt werden und schrumpfen; Zucker und Schwefelsäure färbt blofs die Zwischenflüssigkeit, nicht die Samenfäden purpurrot. Ätzende Alkalien lösen sie langsam auf, am schwierigsten gehen auch bei Zusatz von viel Alkali die Köpfchen der Spermatozoen in Lösung über; kohlensaure Alkalien greifen die Samenfäden der Säugetiere nach Koelliker selbst bei Siedehitze nicht an, nach andern sollen sie dagegen vollständige Lösung derselben bewirken. Weit weniger resistent fand Koelliker die Samenelemente des Frosches, besonders die Fäden. Letztere lösen sich in Essigsäure schon in der Kälte, die Körper bleiben aber auch

[1] Schweigger-Seidel, *Arch. f. mikrosk. Anat.* 1865. Bd. I. p. 309.
[2] E. Neumann, ebenda. 1875. Bd. XI. p. 292.
[3] Miescher, a. a. O.

hier selbst beim Kochen mit Essigsäure ungelöst, wenn auch aufgequollen und blaſs, zurück. Salpeter und Salzsäure lösen die Fäden leicht, die Körper sehr schwer; in Alkalien sind beide ziemlich leicht löslich. Ähnlich verhalten sich die Samenfäden der Fische, von denen KOELLIKER hervorhebt, daſs sie durch Jod gelb und bei Zusatz von Schwefelsäure braunrot gefärbt werden. Bemerkenswert ist eine Reaktion des Lachsspermas (Rheinlachs), welche von MIESCHER beschrieben worden ist. Die isolierten Samenfäden dieser Fischart werden durch Behandlung mit Kochsalz- oder Salpeterlösung von 10—15 przt. fast augenblicklich in einen durchscheinenden Gallertklumpen verwandelt, welcher bei Wasserzusatz zu einer faserigen Masse zusammenschrumpft. Führt man die erwähnten Lösungen einem mikroskopischen Präparate von Lachssperma zu, so erkennt man, daſs dieselben nur die Köpfchen der Samenfäden unter Aufquellung lösen, die Mittelstücke und Schwänze dagegen unversehrt lassen. Karpfensamen, welcher drei Tage in einer 1prozentigen Lösung von schwefelsaurem Natron gestanden hatte, enthielt ausgezeichnete nervenmarkähnliche Tropfen, VIRCHOWS „Myelin"; dieselben Gebilde kamen zum Vorschein, wenn der Rückstand des alkoholischen Extrakts frischen Ochsensamens mit Wasser behandelt wurde. Daraus schlieſst KOELLIKER, daſs der Samen eine dem Gehirnfett ähnliche Substanz enthalte, und das „Quellungsvermögen derselben" vielleicht die Veränderungen der Samenfäden durch Wasser erkläre. Nehmen wir dazu die Angabe GOBLEYS[1], daſs der Fischsamen Glycerinphosphorsäure enthalte, so würde bei dem gegenwärtigen Stande unsers physiologisch-chemischen Wissens mit Bestimmtheit die Anwesenheit von Lecithin vorausgesetzt werden können, welches denn schlieſslich auch wirklich durch MIESCHER direkt neben Fett und Cholestearin im Alkoholätherextrakt der Lachsspermatozoen nachgewiesen worden ist. Der in Alkohol und Äther unlösliche Rest der letzteren enthält demselben Autor zufolge zur Zeit der Geschlechtsreife (im November) eine organische mit gleichzeitig vorhandenem Nukleïn salzartig verbundene Base, das Protamin. In den Spermatozoenköpfchen der Stiere dagegen, denen das Protamin gänzlich fehlt, ermittelte MIESCHER auſser der Anwesenheit von Nukleïn, welches etwa 30—50 przt. ihrer ganzen Masse ausmachte, noch diejenige zweier andrer Körper, erstens nämlich von Eiweiſs in freiem Zustand oder in einer phosphorhaltigen Verbindung, und zweitens eine sehr schwefelreiche chemisch weiter nicht definierbare Substanz. Der Reichtum der Samenfäden an Mineralbestandteilen ergibt sich aus der Thatsache, daſs bei vorsichtigem Einäschern von Samenfäden auf einer Glasplatte die Asche in Gestalt der ursprünglichen Körper zurückbleibt. Es soll die Asche nach FRERICHS 5,21 przt. betragen und neben freier Phosphorsäure besonders phosphorsauren Kalk enthalten.

---

[1] GOBLEY, *Annal. d. Chem. u. Pharm.* 1846. Bd. LX. p. 275.

Was die Zwischenflüssigkeit betrifft, so fand FRERICHS dieselbe klar, von neutraler Reaktion; die ersten Portionen des Filtrats enthielten keinen durch Hitze koagulierbaren Eiweißkörper, wohl aber die letzten. Der beim Trocknen übrigbleibende Rückstand ist in Wasser zum Teil unlöslich, der vom Wasser bewirkte Niederschlag löst sich in verdünnten Alkalien, wird daraus durch Essigsäure gefällt, durch Überschuß derselben wieder gelöst, ferner gefällt durch konzentrierte ätzende und kohlensaure Alkalien. Nach KOELLIKER gerinnt das Filtrat reinen mit Wasser verdünnten Hodensekrets nicht beim Kochen. Es unterliegt keinem Zweifel, daß die Zwischenflüssigkeit einen Eiweißkörper enthält, welcher im reinen Hodensekret nur in sehr geringen Mengen vertreten ist, durch die accessorischen Sekrete demselben in größerer Menge zugeführt wird und dem ejakulierten Samen wahrscheinlich die Eigenschaft, an der Luft zu gelatinieren, erteilt. Es ist aber kein Grund vorhanden, diese Substanz mit VAUQUELIN für einen spezifischen Proteïnkörper, den er Spermatin nennt, zu halten, viel eher ließe sich rechtfertigen, dieselbe als Fibrinogen anzusprechen, da das Vorkommen von letzterem bereits im Samenblasensekret des Meerschweinchen außer Zweifel gesetzt ist.[1] Interessant ist es, daß nach BOETTCHER[2] aus der Zwischenflüssigkeit des Samens in großen Mengen ein kristallinischer Körper dargestellt werden kann, welchen sein mikrochemisches Verhalten entschieden als Eiweißkörper charakterisiert. Die Mineralbestandteile der Zwischenflüssigkeit sind die des Blutserums; FRERICHS fand in der Asche Chloralkalien, phosphorsaure und schwefelsaure Alkalien, sowie phosphorsaure Erden. Die Gegenwart phosphorsaurer Magnesia ist durch die reichliche Bildung von Tripelphosphatkristallen bei der spontanen Zersetzung des Sperma dargethan.

Die Spermatinkristalle, wie sie BOETTCHER nennt, bilden mit den Dotterplättchen der Reptilieneier nicht mehr die einzigen Seitenstücke zu den Blutkristallen. BOETTCHER selbst hat ganz gleich sich verhaltende Eiweißkristalle auch in alten pathologischen Präparaten gefunden und aus Hühnereiweiß dargestellt; vor ihm schon hat VAN DEEN[3] in einer vorläufigen Notiz angegeben, daß es ihm gelungen sei, aus Blutserum und überhaupt aus allen tierischen eiweißartigen Stoffen Kristalle zu gewinnen.

MÄNNLICHE ZEUGUNGSEINRICHTUNGEN.

§ 175.

Bei den männlichen Individuen ist ebensowenig, wie bei den weiblichen, mit der Bereitung des Keimstoffs die ganze Summe der Zeugungsgeschäfte erschöpft. Bei dem Menschen und einer großen

[1] LANDWEHR, PFLUEGERs *Arch.* 1880. Bd. XXIII. p. 538.
[2] A. BOETTCHER, *Arch. f. pathol. Anat.* 1865. Bd. XXXII. p. 525.
[3] VAN DEEN, *Ctrbl. f. d. med. Wiss.* 1864. p. 355.

Anzahl von Tieren fällt dem Manne auch noch die fernere Aufgabe zu, den bereiteten Samen unter geeigneten Verhältnissen in die weiblichen Geschlechtsorgane überzuführen, um dort die aus ihren Bildungsstätten gelösten Eichen zu befruchten. Die Befruchtung innerhalb des weiblichen Organismus, mithin die eben genannte Zeugungsthätigkeit des Mannes, ist begreiflicherweise überall da notwendig, wo entweder, wie bei Mensch und Säugetieren, das befruchtete Ei seinen ganzen Entwickelungsprozefs innerhalb des mütterlichen Organismus zu durchlaufen hat, oder wo es auf seinem Wege von der Bildungsstätte zur Aufsenwelt für den Samen impermeable accessorische Umhüllungen erhält, oder endlich, wo die beiderseits nach aufsen entleerten Stoffe in dem äufseren Medium sich leicht verfehlen, mithin beide, ohne ihren Zweck zu erfüllen, zu Grunde gehen würden. Alle für die Überführung des Samens in die weiblichen Geschlechtsapparate bestimmten Organe werden mit dem Namen männliche Begattungswerkzeuge bezeichnet; Beschaffenheit und Einrichtung derselben ist sehr mannigfach. Das Begattungsorgan des Menschen und der Säugetiere ist das sogenannte männliche Glied, oder die Rute, *penis;* es stellt dasselbe einen cylindrischen, von einem als Fortsetzung des Samenleiters und als Harnweg dienenden Kanal durchbohrten, aufserordentlich gefäfsreichen Leibesanhang von eigentümlichem Bau dar, welcher durch eine eigentümliche Veränderung, die sogenannte Erektion, eine der weiblichen Scheide angepafste Form und gewisse für die Zwecke der Begattung notwendige physikalische Eigenschaften erhält, welcher ferner an der Oberfläche seines vordersten Teils, der Eichel, mit zahlreichen sensibeln Nervenendigungen versehen ist, deren Erregung auf reflektorischem Wege sowohl die Erektion als auch die Entleerung des Samens vermittelt.

Der Penis besteht bekanntlich aus drei „kavernösen“ Körpern, den beiden Schwellkörpern (oder Zellkörpern) der Rute und dem Schwellkörper der Harnröhre; letzterer überragt die ersteren mit seinem vorderen verdickten kegelförmigen Ende, der Eichel, an deren Spitze die in seiner Achse verlaufende Harnröhre sich öffnet. Der eigentümliche Bau dieser Schwellkörper ist kurz folgender.[1] Jeder besteht aus einer äufseren derben Faserhaut und einem dieselbe ausfüllenden schwammigen Gewebe, d. h. einem dichtem Netzwerk nach allen Seiten sich durchkreuzender Bälkchen und Fäserchen und einem dazwischen befindlichen Maschenwerk kleiner rundlicher oder länglicher eckiger Hohlräume, welche sämtlich untereinander kommunizieren, daher in jedem Schwellkörper ein einziges zusammenhängendes Kanalsystem bilden. Dieses Kanalsystem führt venöses Blut und ist seiner Bedeutung nach ein Venensystem, welches sein Blut aus den in den Bälkchen verlaufenden Arterien erhält und dasselbe in wenige aus den Schwellkörpern hervortretende Venenstämmchen durch kurze Emissarien entläfst. Die Balken bestehen durchweg aus einer bindegewebigen Grundmasse, in welche nach KOELLIKERS Entdeckung zahlreiche glatte Muskelfasern, kontraktile Faserzellen, eingebettet sind. In der Achse der Balken verlaufen geschlängelt die

[1] KOELLIKER, *Vhdl. d. Würzburger phys.-med. Ges.* 1851. Bd. II. p. 121.

Arterien, verzweigen sich, und lösen sich nach LANGERS[1] Untersuchungen einesteils an der Oberfläche der *corpora cavernosa* zu einem echten Kapillarnetze auf, welches mit den Venenräumen der Schwellkörper kommuniziert, laufen andernteils aber auch in feine ihre arterielle Struktur bewahrende Ästchen aus, welche direkt in die kavernösen Maschenräume des Schwellgewebes einmünden. Äußerlich sind die Balken von einem Epithel, dem gewöhnlichen Pflasterepithel der Veneninnenhaut, überkleidet. Eigentümlich und charakteristisch für den Bau der erektilen Organe ist die Beschaffenheit der zuführenden Arterien, über welche erst jetzt völlige Klarheit erlangt worden ist. J. MUELLER machte zuerst auf die in den Wurzeln der Schwellkörper sich findenden, von ihm sogenannten rankenförmigen Arterien (*arteriae helicinae*) aufmerksam, und beschrieb sie als Büschel von rankenförmig gewundenen, in kolbigen Divertikeln blind endigenden Arterien. Nach MUELLER wurden sehr verschiedene Ansichten über diese auffallenden Gebilde laut; einige Beobachter leugneten, daſs es überhaupt Gefäſse seien, erklärten sie vielmehr für losgerissene Bälkchen, andre leugneten die blinde Endigung (VALENTIN, HENLE, KOELLIKER). KOELLIKER glaubte beobachtet zu haben, daſs von jedem der scheinbar blinden Divertikel ein auſserordentlich feines Arterienreis abgehe, welches sich, wie die übrigen Arterien, in ein Bälkchen begebe. Schlieſslich darf nun aber wohl als durch ROUGET und LANGER erwiesen betrachtet werden, daſs weder die blinde Endigung noch der plötzliche Übergang starker Divertikel in feine Gefäſse vorhanden sind, daſs vielmehr die fraglichen Arterien aller erektilen Organe aus kurzen Stämmchen und büschelförmig davon ausgehenden Ästen bestehen, welche letztere nach ranken- und schlingenförmigen Windungen sich wiederum in zahlreiche korkzieherförmig gewundene Zweige auflösen; letztere treten dann in die Bälkchen ein. Die irrigen Ansichten von MUELLER und KOELLIKER leitet ROUGET teils aus der Unvollkommenheit der Injektionen, teils aus der Verwechslung schlingenförmiger Umbiegungen mit blinden Enden her.[2]

Das männliche Begattungsorgan wird zur Ausübung seiner Funktion erst durch eine auf bestimmte Veranlassung eintretende Form- und Konsistenzveränderung, die Erektion, befähigt.[3] Die Erektion beruht auf einer beträchtlichen Volumenzunahme des Penis, wobei derselbe eine vollkommene Steifheit und eine beträchtliche Härte erlangt, zugleich infolge der weniger nachgiebigen Anheftung seines Hautüberzugs sich nach oben aus seiner herabhängenden Lage aufrichtet und eine schwach gebogene (auf der Bauchseite konkave) Form, welche der Krümmung des weiblichen Scheidenkanals entspricht, annimmt. Die nächste Ursache dieser Veränderung ist unzweifelhaft eine beträchtliche Blutüberfüllung der venösen Hohlräume, wie einfach durch den Umstand bewiesen wird, daſs man an der Leiche den Penis durch Injektion seiner Blutgefäſse in die vollkommenste Erektion versetzen kann. Wie aber diese Blutüberfüllung zustande kommt, ob durch vermehrten Zufluſs, oder durch gehemmten Abfluſs, oder durch beide zugleich, und wodurch diese wiederum

[1] LANGER, *Wiener Stzber.* Math.-natw. Cl. II. Abth. 1863. Bd. XLVI. Abth. I. p. 120.

[2] Vgl. ROUGET, *Journ. de la Physiol.* 1858. p. 325.

[3] VALENTIN, *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1838 p. 182; *Lehrb. d. Physiol.* 1847. Bd. II. p. 27. — KRAUSE, *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1837. p. 30. — GUENTHER, *Unters. u. Erfahr. im Geb. d. Anat., Physiol. u. Thierarzneikunde.* Hannover 1837. — HAUSMANN, *Über die Zeug. und Entsteh. d. wahren weibl. Eies.* Hannover 1840. — HERBERG, *De erectione penis.* Leipzig 1844. — KOBELT, *Die männl. u. weibl. Wollustorgane.* Freiburg in Br. 1844. — KOELLIKER, *Verhdl. der Würzburger phys.-med. Ges.* 1851. Bd. II. p. 121. — O. FUNKE, Fortsetz. von GUENTHERS *Physiol.* 1853. Bd. II. p. 1074. — ROUGET, *Journ. de la physiol.* 1858. T. I. p. 325. — HENLE, *Ztschr. f. rat. Med.* III. R. 1863. Bd. XVIII. p. I. — ECKHARD, *Beitr. z. Anat. u. Physiol.* Gieſsen 1863. Bd. III. p. 125. — LOVÉN, *Arb. aus der physiol. Anstalt zu Leipzig.* 1866. p. I.

verursacht werden, ist lange Zeit streitig gewesen. Soviel von älteren Forschern über den Erektionsmechanismus diskutiert worden ist, so viele widersprechende Hypothesen zutage gekommen sind, so wenig hatte man darüber experimentiert, obwohl eine gute Zahl von Hypothesen durch verhältnismäſsig einfache Experimente unmöglich gemacht worden wäre. So hätte man sich zu jeder Zeit überzeugen können, daſs eine Hemmung des Blutabflusses allein keine Erektion zustande bringt, da eine solche durch Unterbindung der abführenden Venen nicht herbeizuführen ist. Viele ältere Erklärungsversuche, die Annahme eines aktiv erektilen Gewebes (CHAUSSIER und ADELON), die Behauptung, daſs die *musculi bulbo-* und *ischiocavernosi* durch Kontraktion die Wurzeln der Schwellkörper komprimieren und dadurch Blutstockung und Erektion bewirken (KRAUSE), bedürfen keiner speziellen Widerlegung mehr. Schon längst weiſs man ja, daſs man diese Muskeln willkürlich kontrahieren kann, ohne daſs Steifung des Glieds eintritt, und daſs dieselben während der bestehenden Erektion bei der Samenejakulation in rhythmische Kontraktionen geraten; überhaupt ist jede wesentliche Beteiligung eines willkürlichen Muskels an der Erektion schon dadurch widerlegt, daſs man letztere auf unten zu beschreibende Weise an Tieren, deren willkürliche Muskelaktion durch Vergiftung mit Curare gänzlich unterdrückt worden ist, hervorbringen kann. Seit Entdeckung der glatten Muskeln des Schwellgewebes ist man vielfach bemüht gewesen, dieselben als Vermittler des Erektionsvorgangs zu verwerten, allein von allen in der angedeuteten Richtung unternommenen Versuchen hat sich schlieſslich doch kein einziger als durchführbar erwiesen. Eine ganze Reihe der hier einschlägigen Hypothesen beruht auf der gemeinsamen Voraussetzung, daſs sich die Blutüberfüllung der Schwellkörper durch eine Verkürzung der fraglichen Muskeln erzielen lieſse. So sollten dieselben, wie HERBERG glaubte, die Ausgänge der Venen an der Wurzel des Glieds komprimieren, die *arteriae profundae* dagegen erweitern können, mithin gleichzeitig den Abfluſs zu hemmen, den Zufluſs zu fördern imstande sein. VALENTIN meinte ursprünglich, daſs die Balkenmuskeln durch ihre Kontraktion eine Erweiterung der Venensinus bewirken könnten, scheint sich aber selbst von der physikalischen Unmöglichkeit dieser Muskelwirkung überzeugt zu haben, indem er später als wahrscheinlicher angab, daſs eine Kontraktion der in den Wänden der venösen Abzugskanäle enthaltenen Muskeln eine Verengung der Abfluſswege und dadurch Blutstauung bedinge. KOBELT leugnete aktive Kontraktionen der Abzugskanäle des Bluts, glaubte aber, daſs dieselben sich durch eine Art Ventilvorrichtung schlieſsen können, indem er beobachtete, daſs Injektionsmasse oder auch Luft, welche er durch eine schiefe Einstichsöffnung in die *corpora cavernosa* brachte, nicht aus letzteren durch die abführenden Venen entwich. ROUGET nimmt, wie wir schon bei der Betrachtung der von ihm

sogenannten Erektion des Uterus und der Ovarien sahen, eine Verengerung der Abflufskanäle des Bluts durch die Kontraktion der sie umspinnenden Muskeln an. Ebenfalls auf die glatten Muskeln der Balken begründet, aber ebenfalls ohne experimentelle Belege und jetzt entscheidend widerlegt, ist die viel besprochene Erektionstheorie, welche KOELLIKER aufstellte. Nach KOELLIKER sollte die Erektion nur auf einem vermehrten Blutzuflufs durch die erweiterten Arterien, bei gleichzeitig erweiterten venösen Sinus, ohne Hemmung des Abflusses beruhen. Die Erweiterung der Arterien und Venen sollte die Folge einer Erschlaffung der fortwährend in mittlerer Kontraktion begriffenen Balkenmuskeln, mit andern Worten, des zeitweiligen Aufhörens eines während des Lebens beständig vorhandenen Tonus derselben sein. Die Überlegung, welche KOELLIKER zur näheren Begründung seiner Hypothese anstellte, war die folgende. Der Tonus der Balkenmuskeln kann entweder vermehrt oder vermindert werden. Kälte z. B., welche erregend auf andre glatte Muskeln, z. B. das Skrotum oder die Haarbälge der Haut, wirkt, verkleinert den Penis beträchtlich, indem sie die Kontraktion der Balkenmuskeln vermehrt. Erschlaffen die Muskeln durch irgend welchen Einflufs vollständig, so mufs notwendig eine Verlängerung aller Balken und dadurch Vergröfserung aller in den Balken eingeschlossenen Hohlräume die Folge sein, ebenso notwendig mufs die Raumvergröfserung einen vermehrten Blutzuflufs bedingen. Die Verlängerung der Balken soll aber auch direkt insofern den Blutzuflufs befördern, als durch sie die Mündungen der kleinen Arterienausläufer in die Sinus erweitert, und durch Geradestreckung der vorher geschlängelten Arterien deren Widerstand gegen den Blutstrom verringert wird. Gleichzeitig aber soll ferner der vermehrte Zuflufs durch Erschlaffung der ebenfalls im Tonus befindlichen glatten Muskeln der Arterienwände selbst herbeigeführt werden. Endlich hält KOELLIKER auch eine Erweiterung der Arterien durch die Ausdehnung des Balkengewebes für möglich, indem er sich darauf bezieht, dafs z. B. auch die Harnröhre bei der Erektion erweitert werde. Eine besondere Hemmung des Abflusses ist nach ihm nicht nötig zur Erektion, es sei eine solche gewissermafsen schon dadurch bedingt, dafs sich die spärlichen Abzugskanäle mit der Vergröfserung der kavernösen Bluträume im Inneren nicht entsprechend vermehren oder erweitern; er gibt aber die Möglichkeit zu, dafs bei der Ausdehnung des Glieds die schief austretenden Emissarien an der Austrittsstelle in gewissem Grade komprimiert werden. Da nun unzweifelhaft die Erektion durch eine Nerventhätigkeit hervorgerufen wird, und zwar vom Rückenmark aus, sei es, dafs letztere dort primär entsteht oder reflektorisch ausgelöst wird, so hat KOELLIKER seine Hypothese auch auf die Erklärung dieser Nerventhätigkeit ausgedehnt. Nach seiner Theorie können die Nervenfasern, welche das Rückenmark, während

es Erektion einleitet, in Erregung versetzt, nicht die Motoren der Balkenmuskeln sein. Es bleiben daher nur zwei Annahmen offen: entweder es entspringen vom Rückenmark die motorischen Nerven der Balkenmuskeln und werden von dort her beständig in tonischer Erregung erhalten; dann entsteht Erektion, wenn die erregende Thätigkeit der betreffenden Zentren im Rückenmark sistiert wird, sei es durch den zentripetal geleiteten Erregungszustand der sensibeln Eichelnerven, sei es vom Hirn aus; in letzterem Falle wäre die Hemmung der Erregung der motorischen Balkennerven ein Analogon der Hemmung der vom Rückenmark vermittelten Reflexbewegungen animaler Muskeln durch den Willen. Oder die vom Rückenmark entspringenden Penisnerven verhalten sich zu den Balkenmuskeln wie die Vagusfasern zum Herzmuskel, oder die Splanchnicusfasern zu den Dünndarmmuskeln, sind also Hemmungsnerven, während die motorischen Fasern der Balkenmuskeln von den zahlreichen sympathischen Ganglien entspringen, welche Fäden zu den Schwellkörpern abgeben. Letztere Annahme ist es, mit welcher Koelliker selbst die Entstehung der Erektion erläutert, indem er diesen Vorgang dem Stillstand des Herzens in der Diastole bei Reizung des Vagus an die Seite stellt, durch die vom Rückenmark ausgehende Erregung der Hemmungsnerven den von den Ganglien des Sympathicus zu den Balkenmuskeln gehenden stetigen Bewegungsantrieb inhibiert werden läſst. Gegen diese Koellikersche Theorie, welche vor allen Dingen jedes thatsächlichen Beweises ermangelte, sind schon früher gewichtige Bedenken erhoben worden. Es war nicht zu begreifen, warum nicht jedes abgeschnittene Penisstückchen sich erigiert, da hierin doch notwendig der fragliche Tonus der Balken erloschen ist und die Luft die vergröſserten Hohlräume ausfüllen könnte. Wir können indessen von einer genaueren Kritik der fraglichen Anschauung absehen, da die richtige Erklärung des Erektionsmechanismus längst gefunden und mit derselben zugleich die sachliche Widerlegung der Koellikerschen gegeben ist. Das nämliche gilt von dem auf anatomische Betrachtungen gegründeten Versuch Henles, die Erektion von einer Kompression der abführenden Venen durch den *musc. profundus perinei* abzuleiten. Wir haben schon erwähnt, daſs Hemmung des Blutabflusses allein keine Erektion herbeiführt, und daſs man bei kurarisierten Tieren, bei denen jener Muskel gelähmt ist, Erektion hervorbringen kann; daſs hingegen Muskeln durch Kompression der abführenden Venen, wie sie schon Houston dem von ihm so benannten *compressor venae dorsalis* zugeschrieben hatte, dem Erektionsvorgang eine Beihilfe gewähren können, ist damit natürlich nicht geleugnet und läſst sich sogar erweisen.

Die unverkennbare Thatsache, daſs die Erektion durch Nerventhätigkeit zustande kommt, muſste zur experimentellen Prüfung auf dem naheliegenden Wege der Durchschneidung und Reizung

der Penisnerven auffordern. Die Beteiligung des Nervensystems ergibt sich klar aus der Erzeugung der Erektion durch Reizung der sensibeln Nerven des Penis (bei Hunden ruft schon sanftes Streichen der Hautbedeckung des Penis die Steifung desselben hervor), durch Druck auf das Rückenmark oder Verletzung desselben (daher regelmäfsig Erektion bei Erhängten und Enthaupteten), durch wollüstige Sinneseindrücke, wollüstige Vorstellungen. Der erste, welcher den angedeuteten Experimentalweg betrat, war GUENTHER, jedoch bezogen sich seine Untersuchungen nur auf den *nerv. pudendus communis* und auch nur auf die Folgen der Durchschneidung, nicht auch auf diejenigen der Reizung desselben. Er gibt an, dafs diese Operation nicht allein keine Erektion herbeiführt, sondern den Penis der Erektionsfähigkeit beraube, was nicht einmal richtig ist und jedenfalls die gestellte Frage nicht beantwortet. Das Verdienst, die Nerven, welche im Erregungszustande die Erektion veranlassen, experimentell nachgewiesen und gewisse wichtige, das Wesen ihrer Wirkung berührende Momente festgestellt zu haben, gebührt ECKHARD; sodann hat LOVÉN wichtige Zusätze zu ECKHARDS Resultaten und damit die Basis zu einer annehmbaren Theorie geliefert.

Die Erektionsnerven, *nervi erigentes*, sind nach ECKHARDS Entdeckung die aus dem Sakralteile des *Plexus ischiadicus* entspringenden, in einem einfachen oder doppelten Stämmchen jederseits verlaufenden Nerven, welche sich im kleinen Becken gemeinschaftlich mit den Blutgefäfsen zur Blase und Prostata begeben, und von denen die hier in Betracht kommenden Fasern sich an dem häutigen Teil der Harnröhre bis zum Bulbus des *corpus cavernosum urethrae* verfolgen lassen. Reizt man bei Hunden (am besten am kurarisierten Tiere bei künstlicher Atmung) die peripherischen Enden dieser Nerven, einer- oder beiderseits, so sieht man Erektion, d. h. eine am *bulbus urethrae* beginnende, von hinten nach vorn fortschreitende Anschwellung des Glieds eintreten; die Anschwellung betrifft hauptsächlich den Schwellkörper der Harnröhre, doch nehmen auch die *corpora cavernosa penis* daran teil. Diese Anschwellung wird durch eine mächtige von hinten nach vorn fortschreitende Blutüberfüllung bewirkt, wie folgender Versuch zeigt. Legt man vor der Reizung das *corpus cavernosum urethrae* blofs und schneidet es an, so quillt aus der Wunde in spärlichen Tropfen ein dunkles venöses Blut hervor; reizt man darauf den Nerven, so schiefst wenige Sekunden nach Beginn der Reizung (Stadium der latenten Reizung) ein mächtiger hellroter Blutstrahl heraus, welcher nach dem Aufhören derselben eine Weile fortdauert, um allmählich abzunehmen und wieder der mäfsigen venösen Blutung zu weichen, auf erneute Reizung aber in gleicher Weise wieder hervorbricht.

Die erste zentrale Endstation der *nn. erigentes* bildet bei Hunden das Lendenmark. Denn auch nach totaler Abtrennung des letzteren vom übrigen

Rückenmark gelingt es bei diesen Tieren, wie GOLTZ[1] gefunden hat, durch sensible Erregung der Eichel eine vollständige Erektion hervorzurufen. Hieraus folgt aber, daſs die aus dem Lendenmark heraustretenden *nn. erigentes* innerhalb desselben reflektorisch erregt werden können, daselbst also ein Reflexzentrum besitzen müssen. Die Bahnen, auf welchen psychische Vorstellungen die Markursprünge der Erektionsnerven zur Thätigkeit zu veranlassen vermögen, sind ihrem Verlauf nach bisher noch nicht mit genügender Schärfe klargelegt. Man weiſs nur durch ECKHARD[2], daſs elektrische Reizung der verschiedensten Mark- und Hirnteile Erektion bewirken kann, und zwar sowohl Reizung des Lendenmarks, namentlich der vorderen Partien desselben, ferner des unteren Halsmarks und des Marks zwischen Occiput und Atlas, als auch Reizung der Brücke und der Gehirnschenkel. Reizungen des Kleinhirns, welches man eine Zeitlang mit dem Geschlechtsleben in Beziehung zu bringen versucht hat, erwiesen sich dagegen ohne Einfluſs auf die Blutfüllung der Schwellkörper.

Zur physiologischen Demonstration der *nn. erigentes* empfiehlt es sich nach ECKHARD[3] den komplizierten Versuch bei Hunden durch den weniger schwierigen an Kaninchen zu ersetzen. Es genügt hier, den Nerven auszupräparieren, welcher etwa dem *plexus hypogastricus superior* des Menschen entspricht, und den peripheren Stumpf desselben zu tetanisieren; die Wirkung ist völlig derjenigen der *nn. erigentes* bei Hunden analog.

Beiläufig bemerkt führen beide *nn. hypogastrici* der Kaninchen, wie wir sie der Kürze halber nennen wollen, gleichzeitig auch motorische Fasern für die Samenleiter[4], und die *nn. erigentes* der Hunde zentrifugalleitende Fasern, welche auf die Sekretionsvorgänge der Prostata von Einfluſs sind. Reizung der ersteren Nervenstämme ruft demgemäſs Bewegungen der *vasa deferentia* hervor, während Reizung der *nn. erigentes* bei Hunden nach ECKHARD[5] jedesmal mit der Entleerung nicht unbeträchtlicher Quantitäten von Prostatasaft in die Harnröhre verknüpft ist. Da dieser Erguſs indessen immer nur zu Anfang der Reizung eintritt und gleichzeitig auch Bewegungen an der Prostata bemerklich werden, so ist ECKHARD wohl im Recht, wenn er die betreffenden Fasern nicht als eigentliche sekretorische Drüsennerven, sondern als motorische, die mechanische Entleerung des Sekrets bedingende aufgefaſst wissen will.

Die enorme Blutung der Schwellkörper während der Reizung rührt nicht von einer Erschlaffung der Balkenmuskeln im Sinne der KOELLIKERschen Theorie her; denn erstens müſste sie dann auch ohne Reizung eintreten, wenn man mit der Durchschneidung der Schwellkörper den hypothetischen Widerstand der Kavernenwände beseitigt; zweitens sieht man, wenn man durch Kompression der Aorta oder Unterbindung der *arteriae spermaticae* den Blutzufluſs aufhebt, während der Reizung keine Ausdehnung der Kavernen eintreten. Sie rührt ferner nicht her von einem gehemmten Abfluſs des Bluts, da kein der Erektion irgend vergleichbares Anschwellen des Glieds durch Unterbindung der abführenden Venen hervorgebracht werden kann. Sie ist, wie ECKHARD dargethan hat, bedingt durch eine beträchtliche absolute Vermehrung des Blutzuflusses zu den Schwellkörpern. ECKHARD verglich die aus der *vena pudenda communis* (jenseits der Einmündung aller Penisäste) vor und

---

[1] GOLTZ, PFLUEGERS *Arch.* 1874. Bd. VIII. p. 460.
[2] ECKHARD, *Beitr. z. Anat. u. Physiol.* Gieſsen 1876. Bd. VII. p. 67.
[3] ECKHARD, a. a. O.
[4] Vgl. ECKHARD, a. a. O. Bd. VII., u. LOEB, *Beitr. z. Beweg. d. Samenleiter und der Samenblase.* Dissert. Gieſsen 1866.
[5] ECKHARD, a. a. O. Bd. III.

während der Nervenreizung ausfliefsende Blutmenge, und fand sie im zweiten Falle acht mal gröfser als im ersten; aus der *vena dorsalis* flofs sogar fünfzehn mal mehr Blut während der Reizung aus, als vor derselben. Es fragt sich weiter: wie wird dieser vermehrte Blutzuflufs bewirkt? ECKHARD hat darauf keine bestimmte Antwort gefunden. Die nächstliegende Annahme, dafs durch die Nervenreizung eine aktive Erweiterung der Blutgefäfse bewirkt werde, glaubte er verneinen zu müssen, da er keine Zunahme des Durchmessers der gröfseren Arterienästchen während der Reizung beobachten konnte; er hielt es daher für wahrscheinlicher, dafs unter dem Einflufs der gereizten Nerven eine Zunahme der Ausdehnbarkeit der Gefäfswände eintrete. Bestimmtere Aufschlüsse verdanken wir LOVÉN: Derselbe wies nach, dafs in der That während der Reizung der *nervi erigentes* eine Erweiterung zwar nicht in dem Stamme und den gröberen Ästen der *arteria dorsalis*, wohl aber in den kleinen Arterienästen innerhalb der Schwellkörper eintritt. Trug er vom *corpus cavernosum urethrae* vorsichtig von der Oberfläche her Schicht um Schicht ab, bis er auf einzelne stofsweise hervorquellende hellrote Strömchen traf, so sah er dieselben nach Beginn der Nervenreizung hoch aufspritzen und beträchtliche Blutmengen liefern, woraus hervorgeht, dafs die Vermehrung des Blutflusses nicht von einer Einwirkung des Kavernengewebes abhängig sein kann. Da aber die Erscheinung auch dadurch hätte bedingt sein können, dafs innerhalb des Penis auf irgend eine Weise das Blut infolge der Nervenreizung eine Vermehrung der Stromkräfte erhält, bestimmte er den Druck, unter welchem das Blut im Schwellkörper während der Erektion steht, und verglich ihn mit dem Druck in der Karotis. Da ersterer etwa nur die Hälfte von letzterem betrug, so fehlt jeder Grund zu einer Annahme neuer Triebkräfte. Es bleibt also keine andre Erklärung übrig, als die, dafs die Erektion die Folge einer durch die Erregung der *nn. erigentes* herbeigeführten sogenannten „aktiven“ Erweiterung der kleinsten Arterien der Schwellkörper ist. Es reiht sich mithin die Erektion einer Klasse von analogen Erscheinungen an, die bereits an früheren Orten besprochen sind, und zur Aufstellung einer besonderen Klasse von vasomotorischen Nerven, den gefäfsdilatierenden, Anlafs gegeben haben. Wie dieselben den erforderlichen Erschlaffungszustand der ihnen untergebenen glatten Arterienmuskulatur zuwege bringen, ist freilich hier wie dort unklar. Aber welche Vorstellungen man über den Modus ihrer Wirkungen auch hegen mag: dafs die *nervi erigentes* zu derselben Klasse von Nerven gehören, von deren mit dem Cerebrospinalorgan nicht zusammenhängenden Stümpfen aus durch mechanische, elektrische oder chemische Reizung eine beträchtliche Gefäfserweiterung in den von ihnen versorgten Körpergebieten hervorgerufen werden kann, wird niemals mehr in Zweifel zu ziehen sein.

Die durch Vermehrung des Blutzuflusses zum Penis auf dem erörterten Wege eingeleitete Erektion kann nachträglich erhöht werden durch Muskelkontraktionen, welche eine Beschränkung des Abflusses des Bluts bewirken. In der That kann man die Anschwellung des Glieds und besonders der Eichel, welche die Reizung der Erektionsnerven erzeugt hat, merklich erhöhen durch Unterbindung der Dorsalvenen. Dieselbe Wirkung bringt im Leben höchst wahrscheinlich der sogenannte HOUSTONsche Muskel hervor, dem daher sein Entdecker ganz richtig den Namen *compressor venae dorsalis* gegeben hat, wie aus seinem anatomischen Verhalten, der Umspannung der Vene durch seine Sehne, unzweideutig hervorgeht. ECKHARD und LOVÉN schreiben ihm bestimmt diese Funktion zu; für den Hund paſst auch jedenfalls die Angabe HENLES nicht, nach welcher der fragliche Muskel nur eine Varietät, ein abirrendes Bündel des *m. ischiocavernosus* sein soll. Gerade beim Hund ist aber die nachträgliche enorme Anschwellung der *glans penis* während der Begattung eine bekannte Thatsache.

Endlich haben wir noch zu bemerken, daſs von ECKHARD und LOVÉN auch die Beziehungen des *nerv. pudendus* zur Erektion genauer festgestellt sind. Auf der einen Seite scheint er ein Erektionsreflexnerv zu sein, d. h. diejenigen zentripetalleitenden Fasern zu enthalten, deren sensible Reizung an der Peripherie auf reflektorischem Wege im Rückenmark die Thätigkeit der *nervi erigentes* auslöst. ECKHARD konnte zwar durch Tetanisieren seines zentralen Endes nach der Durchschneidung keine Erektion erzielen, fand aber, daſs die auf Streichen der Penishaut bei Hunden sicher eintretende Erektion ausblieb, wenn der in Rede stehende Nerv vorher durchschnitten war. Auf der andren Seite enthält der *nervus pudendus* nach LOVÉN motorische Fasern für die *arteria dorsalis* und für die Muskeln der Balken. Nach seiner Durchschneidung sah LOVÉN den Durchmesser dieser Arterie, aber ohne daſs Erektion eintrat, wachsen, während seiner Reizung die Blutung aus dem angeschnittenen Schwellkörper sich vermindern und dessen durchschnittene Ränder sich zurückziehen. Es ist daher der *nervus pudendus* gewissermaſsen der Antagonist der Erektionsnerven, er kann durch seine Erregung der Erweiterung der Arterien und der venösen Kavernenräume durch letztere entgegenarbeiten; ob eine Aufhebung seines Tonus bei der Erektion im Leben eintritt und dieselbe befördert, läſst LOVÉN unentschieden.

Auf eine spezielle Beschreibung der Arten und Formen der Begattungsorgane in der Tierreihe können wir nicht eingehen. Nur so viel, daſs ein in Gestalt und Einrichtung dem menschlichen Penis entsprechendes Organ eigentlich nur den Säugetieren zukommt, aber auch bei diesen schon vielfache Abweichungen zeigt, so z. B. daſs zuweilen ein besonderer Rutenknochen, um dem Penis die erforderliche Steifheit zu geben, zwischen die *corpora cavernosa* eingeschaltet ist. Bei der Mehrzahl der Vögel ist das Begattungsorgan

sehr wenig entwickelt, nirgends von einem Kanal durchbohrt, höchstens mit einer Rinne versehen, in welcher der Samen aus der männlichen in die weibliche Kloake überfliefst, stellt bei vielen nur eine warzenförmige Erhebung dar, welche zur sicheren Aneinanderheftung der beiderseitigen Geschlechtsöffnungen dient. Am ehesten zeigt noch das beim Straufs vorhandene, in der Kloake verborgene, daraus hervorstreckbare Organ Ähnlichkeit mit der menschlichen Rute. Unter den Amphibien besitzen nur wenige Arten Begattungsorgane; bei den Sauriern und Schlangen kommt eine doppelte Rute zur gleichzeitigen Einführung in beide Eileiter vor. Bei den Fischen fehlt selbst bei denjenigen Arten, bei welchen innere Befruchtung stattfindet, jedes eigentliche Begattungsorgan. Mannigfach sind die betreffenden Einrichtungen bei den wirbellosen Tieren, bei welchen nicht immer ein besonderes Organ vorhanden ist, sondern häufig andre Körperteile als Werkzeuge zur Überführung des Samens in die weiblichen Genitalien verwendet werden. Wir erinnern an die röhrenförmige Verlängerung des hinteren Leibesendes bei den Hexapoden, an die rinnenförmige Aushöhlung der Afterfüfse bei einigen Krebsen, an die in der Mitte des Leibs befindliche gestielte Blase bei den Libellen, an die Verwendung der Unterkiefertaster zu Samenträgern bei den Spinnen u. s. w.

Was die sonstigen männlichen Geschlechtseigentümlichkeiten[1] anlangt, so haben dieselben beim Menschen einen weniger auffallenden Charakter, beruhen sämtlich auf verhältnismäfsig unbedeutenden Unterschieden in Wachstum und Ernährung gewisser beiden Geschlechtern gemeinsamen Bildungen. Dafs es überhaupt keine männliche Geschlechtseigentümlichkeit gibt, welche nicht ein vollständiges Analogon beim Weibe hätte, haben wir schon oben gezeigt; auch der Penis des Mannes ist keine ihm eigentümliche Bildung, sondern vollkommen identisch mit der Klitoris des Weibes, aus derselben embryonalen Anlage, wie diese, durch eine wenig modifizierte Umgestaltung und intensiveres Wachstum hervorgegangen. Der männliche Geschlechtshabitus des menschlichen Körpers spricht sich in der überwiegenden Entwickelung der Bewegungsorgane, Knochen und Muskeln aus, ferner in der kräftigeren Ausbildung und etwas abweichenden Gestaltung des Thorax, der geringeren Breite und anderweitigen geringen Formverschiedenheiten des Beckens, der ungleich beträchtlicheren Entwickelung des Kehlkopfs in seinen Knorpeln und Bändern, deren gröfsere Dimensionen die tiefere Lage und den eigentümlichen Klang der männlichen Stimme bedingen, in dem stärkeren Wachstum der Barthaare. Wenn für manche dieser Eigentümlichkeiten Zweck und Zusammenhang mit den Zeugungsgeschäften unerklärlich scheint, so ist doch kein Zweifel, dafs ihr Erscheinen einzig und allein durch die Gegenwart der männlichen

---

[1] LEUCKART, a. a. O. p. 746.

Keimdrüsen bestimmt wird, da sie bei Kastraten bekanntlich nicht zur Ausbildung kommen oder, wenn sie schon vorhanden waren, einer teilweisen Rückbildung unterliegen. Bei Kastraten behält der Kehlkopf seine kleinen Dimensionen, ihre Stimme daher auch Lage und Klang der weiblichen, die Bartentwickelung fällt weg, Rumpf und Glieder nähern sich dem oben beschriebenen weiblichen Habitus. Von welcher Art das organische Abhängigkeitsverhältnis zwischen Kehlkopf und Hoden ist, läfst sich nicht einmal vermuten. Die Bedeutung mancher dieser Eigentümlichkeiten für die männlichen Zeugungsaufgaben leuchtet besser bei den Tieren ein, bei welchen sie in höherem Grade vorhanden sind. So ist eine weit verbreitete Auszeichnung der männlichen Tiere die Ausstattung mit besseren Bewegungsorganen, oft sogar mit eigentümlichen, bei den Weibchen nur andeutungsweise vorhandenen Lokomotionsapparaten (z. B. die Flügel der männlichen Schildläuse). Der Zweck dieser Auszeichnung erklärt sich offenbar aus den Pflichten der Männchen, die Weibchen zur Begattung aufzusuchen, oder Nahrung für die junge Brut herbeizuschaffen, oder dieselbe auch gegen Feinde zu verteidigen. Für letzteren Zweck sind den Männchen oft noch besondere Waffen in Hörnern, Geweihen u. s. w. gegeben. Auch die Begabung mit besseren Stimmmitteln treffen wir häufig bei männlichen Tieren, in auffallender Weise bei vielen Vögeln, offenbar zu dem Zweck der Kundgebung für das brünstige Weibchen und ihrer Anlockung zur Begattung. Für letzteren Zweck scheint auch die nicht seltene Bevorzugung der Männchen in bezug auf den Körperschmuck, wie sie sich z. B. in der gröfseren Federpracht männlicher Vögel zeigt, zu dienen, vielleicht auch die eigentümlichen durch intensiven Geruch ausgezeichneten Drüsensekrete, welche hier und da bei den Männchen sich finden. Auch während der Begattung selbst zu verwendende eigentümliche Reizapparate kommen vor; man betrachtet z. B. als solchen den sogenannten Liebespfeil der Helizineen. Endlich sind als männliche Begattungseinrichtungen noch die vielfachen Apparate zum Ergreifen und Festhalten der Weibchen während des Koitus zu erwähnen; es dienen als solche teils die gewöhnlichen Greifwerkzeuge des Körpers in ursprünglicher oder passend modifizierter Gestalt, teils besondere Vorrichtungen, wie z. B. die Haftwärzchen an den Vorderextremitäten der männlichen Frösche. Im Gegensatz zum Menschen stehen bei der Mehrzahl der Tiere die männlichen Individuen an Körpergröfse den weiblichen nach, und zwar oft beträchtlich. Es läfst sich diese Eigentümlichkeit einfach aus ökonomischen Verhältnissen erklären; auffallende relative Gröfse der Weibchen findet sich besonders bei hohen Fruchtbarkeitsgraden; es scheint also die Produktion grofser Massen Eibildungsmaterials einen ausgedehnteren individuellen Haushalt zu verlangen, als die Erzeugung der auch bei der gröfsten Fruchtbarkeit verhältnismäfsig geringen Menge männlichen Keimstoffs.

VOM MÄNNLICHEN GESCHLECHTSLEBEN.

§ 176.

Zur Zeit der Geburt befinden sich bei dem Menschen die männlichen Keimdrüsen und ihr Produkt etwa auf gleicher Entwickelungsstufe, wie die weiblichen; wie die bereits abgeschnürten Follikel der Ovarien die jungen Eier mit allen wesentlichen Merkmalen enthalten, so werden die Samenkanälchen von den jungen männlichen Keimzellen erfüllt. Allein auch hier verharren diese Keimzellen noch geraume Zeit in unverändertem Zustand, bevor sie sich durch Bildung von Samenfäden in befruchtungsfähigen Samen umwandeln. Wie das Weib, so wird auch der Mann erst in einem gewissen Lebensalter zur Ausübung seiner Funktionen im Haushalt der Gattung fähig; die von Geburt an vorgebildeten Keimdrüsen und übrigen Geschlechtsorgane erhalten erst nach vollendeter Ausbildung des individuellen Organismus ihre vollkommene Reife und Ausstattung, weil dann erst in dem Budget des individuellen Haushalts eine solche Reduktion eintritt, daſs eine Erübrigung des Luxusmaterials für die Zeugung möglich wird. Etwa im 15. oder 16. Lebensjahre beginnen, wie bei dem Weibe, die allgemeinen Geschlechtseigentümlichkeiten des Körpers hervorzutreten und die Geschlechtsorgane selbst für ihre künftige Thätigkeit sich vorzubereiten; im 17. oder 18. Lebensjahre in unserm Klima, also etwas später als bei dem Weibe, ist die Geschlechtsreife vollendet, ohne daſs ein ähnlich charakteristisches Zeichen, wie die erste Menstruationsblutung, den Eintritt der Zeugungsfähigkeit nach auſsen kund gibt. Es bedarf keiner speziellen Beschreibung der Veränderungen, welche am Mann in dieser Epoche der geschlechtlichen Reifung vor sich gehen, da sie schon bei Erörterung der weiblichen Pubertät und der männlichen Geschlechtseigentümlichkeiten aufgezählt wurden. Die Ausprägung der spezifisch männlichen Formen- und Gröſsenverhältnisse der einzelnen Körperteile, die rasche Vergröſserung der Dimensionen des Kehlkopfs und seiner Bänder, die Entwickelung der Bart- und Schamhaare, das Wachstum des Penis, die Schwellung der Hoden verraten zur Genüge die Nähe der männlichen Pubertät. Ihr endlicher Eintritt ist bedingt durch die Vermehrung und Weiterentwickelung der Keimzellen zu Samenkörperchen. Das damit eingeleitete männliche Geschlechtsleben zeichnet sich durch zwei Eigentümlichkeiten vor dem weiblichen aus. Erstens ist die Samensekretion eine stetige, nicht, wie die Lösung der Eier, eine periodische, so daſs der Mann zu jeder Zeit eine Samenentleerung herbeiführen kann. Zweitens ist der männlichen Zeugungsfähigkeit keine so bestimmte frühe Grenze gesetzt,

wie der weiblichen; es kann unter günstigen Umständen die Produktion befruchtungsfähigen Samens bis zum „natürlichen Tode" fortdauern, wenn auch in höherem Alter in geringem Grade, ein Unterschied, welcher insofern erklärlich erscheint, als der männliche Organismus auch bei der im höheren Alter notwendigen Einschränkung die geringfügige Ausgabe, welche mit der Hodenthätigkeit verknüpft ist, noch bestreiten kann. Anders verhält es sich bei den Tieren. Hier finden wir durchgehends auch bei dem männlichen Geschlecht eine periodische Keimdrüsenthätigkeit, sowie auch eine periodische Brunst, welche letztere natürlich für jede Tierart mit derjenigen der weiblichen Individuen zeitlich zusammenfällt, und auf welche daher die nämlichen allgemeinen Betrachtungen hinsichtlich ihres Eintritts und ihrer Wiederkehr passen, zu welcher früher schon die Besprechung der weiblichen Brunst Anlaſs gegeben hat.

VIERTES KAPITEL.

VON DER BEFRUCHTUNG.

ALLGEMEINES.

§ 177.

Als das Wesen der geschlechtlichen oder doppeltgeschlechtlichen Zeugung ist im Eingange dieses Buchs die Entstehung neuer Individuen aus „befruchteten Eiern" bezeichnet, die Vereinigung des männlichen Geschlechtsstoffs mit dem Inhalt der Eizellen als unerläſsliche Bedingung für die vollständige Durchführung der Entwickelungsvorgänge der letzteren erklärt worden. Bevor wir uns zu einer genauen Analyse der Erscheinungen, Mittel und Bedingungen dieser Vereinigung beider Geschlechtsstoffe und des Wesens der befruchtenden Einwirkung, welche dem Samen zuerkannt wird, wenden, müssen wir versprochenermaſsen noch einmal auf die wichtige Frage zurückkommen, ob wirklich ausnahmslos unter allen Umständen, bei allen Tieren die Befruchtung der Eier durch Samen absolut unumgängliche Bedingung der Entwickelung ist, oder ob nicht ausnahmsweise wenigstens eine Eizelle die jederzeit spontan mit der spontanen Lösung begonnenen Umgestaltungen unter gewissen Bedingungen ohne Beihilfe von Samen bis zum physiologischen Ziele, der vollendeten Ausbildung eines neuen Individuums, durchführen könne. Man bezeichnet die fragliche Entstehung neuer

Individuen aus unbefruchteten Eiern mit dem Namen Parthenogenesis (OWEN) oder *Lucina sine concubitu.* Das Vorkommen derselben ist jetzt unzweifelhaft. v. SIEBOLD[1] hat zuerst eine wahre Parthenogenesis bei gewissen Insekten durch unzweideutige Beobachtungen dargethan. Ja noch mehr, es hat sich herausgestellt, daſs die Parthenogenesis bei gewissen Tieren nicht bloſs ein zufälliges Ausnahmeereignis sondern als ein notwendiger, den Plänen des Gattungshaushalts angepasster Vorgang aufzufassen ist; früher vollkommen dunkle Rätsel in der Fortpflanzungsgeschichte gewisser Insekten, besonders der Bienen, sind glänzend gelöst mit dem Nachweis der jungfräulichen Zeugung. Auf der andren Seite ist aber nachdrücklich hervorzuheben, daſs durch diese Entdeckungen keineswegs die wahre doppeltgeschlechtliche Zeugung entwertet ist, keineswegs der männliche Samen überhaupt die Bedeutung eines wesentlichen Bedingungsglieds der Zeugung verloren, die untergeordnete Rolle eines entbehrlichen Unterstützungsmittels der Eientwickelung erhalten hat. Es wäre ein gänzlich unbegründeter Schluſs, wollten wir die Möglichkeit einer Fortpflanzung durch Parthenogenesis, einer vollkommenen Erhaltung der Gattung ohne aktive Beteiligung männlicher Individuen, über die ganze Tierreihe ausdehnen. Im Gegenteil lehren die Beobachtungen, daſs auch bei denjenigen Tieren, bei welchen die Parthenogenesis wirklich vorkommt, dieselbe nur zu ganz bestimmten, durch die eigentümlichen sozialen Verhältnisse der betreffenden Tiere gebotenen Zwecken vorhanden, und ihr neben der Zeugung durch befruchtete Eier eine bestimmte einseitige Rolle zuerteilt worden, nicht aber etwa der Eintritt oder der Wegfall der Sameneinwirkung für die Schicksale der Eier gleichgültig ist. Nichts in diesen Beobachtungen berechtigt uns im entferntesten, bei irgend einem andren Tiere den Samen ebenfalls auf Halbsold zu setzen, ihm nur eine Bedeutung für gewisse Eier zuzuerkennen.

Das klarste, in jeder Beziehung interessanteste Beispiel wahrer Parthenogenesis liefert die Fortpflanzungsgeschichte der Honigbiene. Einem geistvollen praktischen Bienenzüchter, Pfarrer DZIERZON, gebührt das hohe Verdienst, zuerst das Chaos unklarer, falscher und widersprechender Vorstellungen, welche über die geschlechtlichen Verhältnisse im Bienenhaushalt herrschten, durch scharfe Beobachtungen gelichtet und auf diese Beobachtungen hin die richtige Theorie der Bienenzeugung ausgesprochen zu haben. v. SIEBOLD hat dieser Theorie eine exaktere wissenschaftliche Form nach eignen Beobachtungen und anatomischen Untersuchungen gegeben und einen entscheidenden direkten Beweis für ihren Hauptsatz, die Entwickelung der männlichen Bienen aus unbefruchteten Eiern,

[1] VON SIEBOLD, *Wahre Parthenogenesis bei Schmetterlingen und Bienen, ein Beitr. zur Fortpflanzungsgesch. der Thiere.* Leipzig 1856. Über die der Annahme einer Parthenogenesis sich nähernden Muthmaſsungen des Aristoteles vgl. AUERBACH u. WIMMER, *Ztschr. f. wiss. Zool.* 1858. Bd. IX. p. 507.

geliefert. Wir können hier nur ein kurzes Resumé der Thatsachen und Beweise geben. Jeder Bienenhaushalt besteht bekanntlich aus drei Arten von Individuen, der Bienenkönigin oder dem Weisel, den Drohnen und den Arbeitsbienen. Die Königin ist ein vollkommenes weibliches Individuum, die Drohnen sind die männlichen Bienen, die Arbeitsbienen durch mangelhafte Ernährung verkümmerte Weibchen mit verkümmerten Eierstöcken, nur andeutungsweise vorhandenem *receptaculum seminis* und so mangelhaften Begattungsorganen, daſs sie der Begattung mit Drohnen überhaupt unfähig sind. Nach alten Erfahrungen belegt die Bienenkönigin, deren enorme Produktivität wir bereits oben angeführt haben, die von den Arbeitern erbauten Zellen mit Eiern, und zwar wunderbarer Weise so, daſs regelmäſsig aus den in die weiten Zellen gelegten Eiern männliche Individuen, aus den in die engen Zellen gelegten dagegen weibliche sich entwickeln. Dies war das groſse Rätsel im Bienenhaushalt: Wie vermag die Königin männliche und weibliche Eier zu sondern? Von welchen Momenten hängt das hier offenbar prädestinierte Geschlecht des aus einem Ei sich entwickelnden Nachkommen ab? ein nicht minder rätselhaftes Faktum war, daſs flügellahme Königinnen unter allen Umständen nur Drohnenbrut erzeugen, auch die Arbeiterzellen mit Eiern, die zu männlichen Individuen sich entwickeln, besetzen; ferner, daſs bejahrte Königinnen schlieſslich ebenfalls das Vermögen, weibliche Eier zu legen, verlieren. Diese Rätsel sind gelöst durch folgende Theorie Dzierzons. Die zu Drohnen sich entwickelnden Eier sind unbefruchtete, jedes befruchtete Ei entwickelt sich zu einem weiblichen Individuum, welches entweder zur Arbeiterin oder zur Königin aufgezogen wird. Die Königin begattet sich stets auſserhalb des Stocks in der Luft; sie begibt sich zu diesem Zweck auf den sogenannten Hochzeitsflug, auf welchem sie eines der sie umschwärmenden brünstigen Männchen zuläſst. Sie kehrt von dem Hochzeitsfluge mit deutlichen Zeichen der stattgefundenen Begattung heim; diese Zeichen bestehen teils in dem Offenstehen der bei jungfräulichen Königinnen verschlossenen äuſseren Geschlechtsöffnung, teils in der häufig nachgewiesenen Gegenwart der steckengebliebenen abgerissenen männlichen Begattungsorgane in ihrer Scheide, vor allem aber in der Anfüllung des sogenannten *receptaculum seminis* mit einer schon dem bloſsen Auge erkennbaren milchigen Flüssigkeit, welche unter dem Mikroskop Massen der charakteristischen beweglichen Samenfäden zeigt, während bei jungfräulichen Königinnen diese Blase konstant nur von einer durchsichtigen gallertartigen Flüssigkeit ohne Formelemente erfüllt ist. Diese einmalige Begattung versorgt die Königin auf mehrere Jahre mit befruchtungskräftigem Samen, wie die 4—5 Jahre lang darin aufzufindenden beweglichen Samenfäden beweisen. So lange dieser Samenvorrat reicht, hat die Königin das Vermögen, in die

weiten Zellen männliche, in die engen weibliche Eier zu legen; eine unbefruchtete Königin, oder eine solche, deren Samenvorrat erschöpft oder unwirksam geworden ist, legt nur noch männliche Eier. Die im Eierstock der Königin erzeugten Eier sind, wie überall, sämtlich von gleicher Beschaffenheit, nicht etwa durch irgend welche Eigentümlichkeiten bereits in männliche und weibliche gesondert, wie LEUCKART bestimmt nachgewiesen hat. Das Geschlecht des Embryo hängt davon ab, ob das gelöste Ei bei seinem Wege an der Samentasche vorüber durch eine willkürliche oder reflektorische Aktion der Königin etwas Samen beigemengt erhält, oder nicht; im ersteren Falle entwickeln sich ausnahmslos Weibchen, im zweiten Falle Männchen. Die Beweise für diese Entstehung der männlichen Bienen durch Parthenogenesis sind mannigfach und schlagend; wir heben kurz das wichtigste hervor. Die ausnahmslose Drohnenbrütigkeit der flügellahmen Königinnen rührt, wie DZIERZON richtig erkannt hat, von dem Mangel männlichen Samens in ihrem *receptaculum seminis* her, und dieser begreiflicherweise von der Verhinderung am Hochzeitsfluge durch die Verkrüppelung ihrer Flugwerkzeuge; der Einwand, dafs bei flügellahmen Königinnen ausnahmsweise die Begattung im Stocke stattfinde, aber übersehen werde, ist unhaltbar wegen des Mangels des untrüglichen Kennzeichens des Koitus, der mit Sperma gefüllten Samentasche. Es sind aber auch direkte Versuche angestellt worden: v. BERLEPSCH hat im Herbst, wo keine Drohnen existieren, Königinnen frisch ausbrüten lassen, und sich überzeugt, dafs dieselben im Frühjahr massenhafte Drohnenbrut erzeugten; zum Überflufs ist ihr jungfräulicher Zustand noch durch die Sektion von LEUCKART konstatiert worden. Ein weiterer Beweis liegt in der häufig gemachten Beobachtung, dafs in weisellosen Stöcken unter Umständen einzelne Arbeiter Eier legen, welche aber konstant nur Drohnenbrut geben. Die Arbeiter sind, wie erwähnt, verkümmerte Weibchen, deren Eierstock nur ausnahmsweise die Fähigkeit, Eier zu produzieren, erlangt; niemals aber kann eine solche Arbeiterin befruchtet werden; LEUCKART hat auch hier durch anatomische Untersuchungen zweier beim Eierlegen abgefangener Arbeiter direkt den jungfräulichen Zustand derselben erwiesen. Einen dritten empirischen Beweis für die Entstehung der Männchen aus unbefruchteten Eiern hat v. BERLEPSCH durch folgenden interessanten Versuch geliefert. Auf die physiologischen Erfahrungen hin, dafs nur Samen mit beweglichen Spermatozoen befruchtet, letztere aber ihre Beweglichkeit unter andrem durch die Einwirkung niederer Temperaturen verlieren, setzte er mehrere notorisch sehr fruchtbare Königinnen 36 Stunden lang in einen Eiskeller; nach Verlauf dieser Zeit waren sie sämtlich vollkommen erstarrt, bereift, und nur eine konnte wieder ins Leben zurückgerufen werden. Diese eine begann, in ihren Stock zurückgebracht, das Geschäft des Eierlegens wie zuvor, belegte Drohnen-

und Arbeiterzellen, aber aus allen Eiern entstanden nur Männchen. Auf ganz interessante Weise haben Versuche mit Bastarderzeugungen aus deutschen und (durch ihre Farbe ausgezeichneten) italienischen Bienen einen weiteren Beleg geliefert. Ist die Theorie richtig, daſs die unbefruchteten Eier zu Männchen, die befruchteten zu Weibchen werden, so kann die Rasse des Vaters nur auf die Beschaffenheit der weiblichen Bastarde von Einfluſs sein, italienische Weibchen aber, gleichviel ob von italienischen oder deutschen Männchen begattet, können immer nur wieder italienische Männchen, deutsche Weibchen nur deutsche Männchen erzeugen. Besondere durch v. Berlepsch in der angedeuteten Richtung ausgeführte Versuche haben denn auch das erwartete Resultat geliefert. Endlich besitzen wir aber auch einen ganz direkten Beweis für die Richtigkeit der Dzierzonschen Theorie. Die einleuchtenste Form wäre demselben allerdings zu erteilen, wenn es gelänge künstliche Befruchtungsversuche mit Bieneneiern vorzunehmen, reife Eier aus den Eierstöcken von Königinnen zu beschaffen und aus diesen, je nachdem man sie künstlich mit Bienensamen befruchtete oder nicht, Weibchen oder Männchen zu erziehen. Leider scheitern solche Versuche an der ungemeinen Zartheit der Bieneneier, welche es unmöglich macht, sie unverletzt zu gewinnen. Dafür steht uns indessen jetzt ein andrer ebenso sicherer Entscheidungsweg zu Gebot, seitdem, wie wir unten darlegen werden, das Eindringen der Samenfäden in das Innere des Eies als die notwendige Vorbedingung jeder Befruchtung erkannt worden ist. War Dzierzons Theorie richtig, so durfte das Eindringen von Samenfäden oder die Anwesenheit von Samenfäden im Dotter nur an weiblichen, niemals an männlichen Eiern zu konstatieren sein. So einfach die Aufgabe klingt, so schwierig ist ihre Lösung, da gerade bei den Bienen nur wenige Samenfäden, und diese, weil keine Hindernisse da sind, so rasch in die Eier eindringen, daſs der Akt des Eindringens schwerlich zur Beobachtung kommen kann, anderseits aber auch die zarten Samenfäden im Inneren des dichten Dotters ohne weiteres kaum aufzufinden sind. Daher kam es auch, daſs Leuckart selbst, trotz seiner Vertrautheit mit solchen Beobachtungen, die fragliche Beweisführung miſslang; er fand (bei sorgfältiger Untersuchung von mehr als fünfzig Eiern) nur zweimal auf Arbeitereiern, niemals aber auf Drohneneiern Samenfäden. Deutlichere Ergebnisse erzielte erst v. Siebold, als er die Eier durch geeignet angebrachten Druck teilweise von Dotter entleerte und in dem dadurch am Befruchtungspol entstehenden hellen Raume die Spermatozoen aufsuchte. Unter 40 auf diese Weise glücklich präparierten weiblichen Eiern lieſsen 30 unzweifelhaft ein oder mehrere, zuweilen noch bewegliche Samenfäden im Inneren erkennen, während dagegen in 27 unter gleichen Verhältnissen ebenso sorgfältig durchsuchten Drohneneiern nicht ein einziges mal die Spur eines Samenfadens entdeckt werden konnte. Somit ist für die Bienen

die Parthenogenesis, und zwar nicht nur die Möglichkeit derselben, sondern die regelmäfsige ausschliefsliche Erzeugung der männlichen Bienen, aber auch nur der männlichen, aus unbefruchteten Eiern als ausgemachte Thatsache zu betrachten.

Wir beschränken uns auf die Darstellung dieses einen auffälligen Beispiels von Parthenogenesis. Weitere sorgfältige Studien v. Siebolds, Leuckarts und A. Brauns haben gezeigt, dafs die jungfräuliche Zeugung neuer Individuen weder im Reiche der Tiere, namentlich in der Klasse der Insekten, noch in demjenigen der Pflanzen zu den seltenen Vorkommnissen gehört; so kennt man gegenwärtig 14 Pflanzenarten, an denen Parthenogenesis sicher besteht; so ist die Parthenogenesis ferner nachgewiesen worden bei den Sackträgerschmetterlingen (*Solenobia*, *Psyche*), und zwar durch v. Siebold selbst[1], welcher anfänglich gerade bei diesen Tieren eigentümliche mit der Annahme von Parthenogenesis unvereinbar scheinende Verhältnisse aufgedeckt zu haben glaubte, aufserdem aber noch bei dem Seidenspinner und andern Schmetterlingen, bei Hummeln und Wespen, bei den Ameisen, den Cocciden, den Tannenläusen. Nach Leuckarts Überzeugung ist sie vielleicht Gemeingut aller gesellig lebenden Insekten. Unter den niederen Krebsen ist bei den Daphnien von Lubbock[2] Parthenogenesis aufgefunden worden u. s. w. Das Entwickelungsresultat der unbefruchteten Eier, und das ist für die Deutung der Parthenogenesis von gröfster Wichtigkeit, ist nicht bei allen Tieren das gleiche. Während bei Hummeln, Wespen und Ameisen, wie bei den Bienen, die männlichen Nachkommen aus den unbefruchteten Eiern hervorgehen, sind es bei den Psychiden und den Tannenläusen umgekehrt die weiblichen, ja es gibt Arten, bei denen sogar die Fortpflanzung ausschliefslich auf parthenogenetischem Wege zu geschehen scheint, Männchen überhaupt noch nicht bekannt sind. Bei dem Seidenspinner endlich entstehen sowohl männliche als auch weibliche Nachkommen aus den unbefruchteten Eiern.

Welche physiologischen Momente das ausnahmsweise Auftreten der Parthenogenesis in gewissen Tier- und Pflanzenklassen bedingen, ist gänzlich unklar, und ebenso fehlen auch noch genügende Anhaltepunkte, um die Erscheinung der parthenogenetischen Fortpflanzung zur Ableitung allgemeiner, die Bedeutung von Samen und Ei erläuternder Gesichtspunkte fruchtbar zu machen. In letzterer Hinsicht hat die einseitige Berücksichtigung der Verhältnisse bei den Bienen mehrfach voreilige Folgerungen hervorgerufen. So hat man daraus schliefsen wollen, dafs vielleicht jedes Ei zur selbständigen

---

[1] Vgl. die übersichtliche Zusammenstellung aller bisherigen Beobachtungen bei G. Seidlitz *Die Parthenogenesis u. ihr Verhältniss zu den übrigen Zeugungsarten.* Leipzig 1872, u. 1877. p. 14.

[2] Lubbock, *Philosoph. Transact.* 1857. Vol. CXLVII. p. 79.

Entwickelung befähigt, das Produkt dieser selbständigen Entwickelung aber nur die männliche Form sei, der Zutritt des Samens den Entwickelungsgang in der Art umzustimmen vermöge, daſs die weibliche Form daraus hervorgehe. Man hat diese Annahme sogar zur Erklärung des THURYschen Gesetzes (s. p. 479) ausgebeutet. Alle solche verfrühte Räsonnements sind mit dem Nachweis der Entwickelung weiblicher Nachkommen aus den unbefruchteten Eiern bei andern Tieren zusammengestürzt. Wollen wir die mit dem Nachweis der Existenz einer Parthenogenesis gewonnene wichtige Erweiterung der Zeugungslehre in die allgemeine Definition des tierischen Eies aufnehmen, so darf dies nur in folgendem Sinne geschehen. Die allein wesentliche Charakteristik des Eies liegt nach wie vor in seiner Bestimmung, sich zum neuen Individuum männlichen oder weiblichen Geschlechts umzuwandeln; diese Bestimmung erreicht es bei der Mehrzahl der Tiere ausnahmslos nur nach vorhergegangener materieller Vereinigung seiner Substanz mit der spezifischen Mischung des Samens, ohne daſs wir imstande sind, die Momente zu nennen, welche die männliche oder weibliche Modifikation seines Entwickelungsgangs bestimmen; in einzelnen wenigen Fällen dagegen (Seidenspinner) ist das Ei zu selbständiger Entwickelung befähigt, bedarf der Zumischung der Samenelemente gar nicht, entwickelt sich, wie das befruchtete Ei andrer Tiere, teils zu männlichen, teils zu weiblichen Individuen; bei einer dritten Klasse von Tieren endlich ist das Ei zwar auch der selbständigen Embryonalbildung fähig, aber so, daſs das Resultat derselben immer nur entweder ausschlieſslich die männliche Form (Bienen, Hummeln, Wespen), oder ausschlieſslich die weibliche Form (Psychiden) ist, die Produktion des andren Geschlechts aber den Zutritt von Samen zum Ei erfordert. Am auffallendsten und am meisten den bisherigen physiologischen Anschauungen widersprechend sind offenbar die Fälle der zweiten Art, in welchen befruchtete und unbefruchtete Eier bei einer Tierspezies nebeneinander auftreten und völlig gleiche Schicksale haben, so daſs die geschlechtliche Differenzierung, die Bildung von männlichen Individuen neben den weiblichen, gewissermaſsen als überflüssiger Luxus erscheint. Indessen gelingt es wahrscheinlich auch hier früher oder später den Widerspruch zu lösen, die Notwendigkeit der Kombination beider Fortpflanzungsarten einleuchtend zu begründen.

§ 178.

Vom Geschlechtstrieb. Sehen wir von den wenigen Ausnahmefällen ab, in welchen die Möglichkeit selbständiger Entwickelung des Eies vorhanden ist, so bleibt für die bei weitem gröſste Mehrzahl der Tiere das alte Erfahrungsgesetz in unerschütterlicher Gültigkeit: Die materielle Vereinigung von Ei und

Samen, die Befruchtung des Eies durch den Samen ist unerläſsliche Bedingung für die Erreichung des Endziels aller Zeugungs-Einrichtungen und Thätigkeiten, d. i. für die Produktion neuer Individuen. Es muſs demnach vor allem die Erfüllung dieser Bedingung gesichert, dafür gesorgt sein, daſs die beiden in besonderen Organen und meist von gesonderten Individuen bereiteten Geschlechtsstoffe im reifen Zustand, zur rechten Zeit, am rechten Ort und überhaupt unter geeigneten Verhältnissen miteinander in Berührung kommen. Es genügte hierzu nicht das bloſse Vorhandensein zweckmäſsiger Einrichtungen, wie der Begattungsorgane, welche für die Vermittelung innerer Befruchtung bestimmt sind; es muſste auch für ihren richtigen und rechtzeitigen Gebrauch gesorgt sein. Ebensowenig genügte bei dem einfacheren Verhältnis der äuſseren Befruchtung die schon erwähnte Gleichzeitigkeit männlicher und weiblicher Brunst, der Reifung und Lösung männlicher und weiblicher Geschlechtsstoffe, wenn nicht zugleich für die Entleerung beider unter solchen Verhältnissen, daſs sie sicher im äuſseren Medium sich begegnen, Sorge getragen war. Das Mittel, welches allen diesen Anforderungen Genüge leistet, finden wir in dem allen Tieren gemeinsamen Geschlechtstrieb, einer eigentümlichen Thätigkeit der Zentralorgane des Nervensystems, deren genaue physiologische Definition schwierig ist. Vielleicht ist es am richtigsten, die Äuſserungen des Geschlechtstriebs auf die Thätigkeit eines Reflexmechanismus zurückzuführen, wie aus dem folgenden hervorgehen wird. Im allgemeinen bezeichnet man mit Geschlechtstrieb die Anregung zur Ausführung aller die Befruchtung bezweckenden Handlungen. So mannigfach bei den verschiedenen Tieren, der Mannigfaltigkeit der Befruchtungsverhältnisse entsprechend, diese Handlungen, so mannigfach sind die Modifikationen dieses Triebs. Da der aktive Teil der Befruchtungsvermittelung bei der Teilung der Zeugungsgeschäfte fast überall vorzugsweise den männlichen Individuen zugefallen ist, so finden wir auch den Geschlechtstrieb vorherrschend als Attribut des männlichen Geschlechts. Er ist es, welcher die Männchen treibt, die Weibchen aufzusuchen oder anzulocken (Vögel), die Begattung an ihnen zu vollziehen, sei es, daſs diese auf der Einführung des Penis in die weibliche Scheide beruht, oder auf der Übertragung des Sperma durch irgend welche Organe in die weiblichen Genitalwege, oder, wie bei den Fröschen, nur auf einem Umklammern der Weibchen, um das Sperma auf die Eier im Moment ihrer Entleerung auszuspritzen; er ist es, welcher z. B. die Männchen der Fische treibt, den brünstigen Weibchen an die Orte, an welchen sie den Laich absetzen, zu folgen und den entleerten Laich zu befruchten. Kurz er ist der Lehrmeister und pünktliche Vollstrecker aller dem einen Zweck dienenden Akte des geschlechtlichen Verkehrs; nirgends ist die Erreichung dieses Zwecks, die Zusammenkunft von Ei und

Samen, dem Zufall überlassen, nirgends ist die Vollführung der Befruchtungsthätigkeiten eine freiwillige, der bewufsten Erkenntnis ihrer Zweckmäfsigkeit primär entsprungene. Die Wichtigkeit seiner Bedeutung als Vermittler eines der höchsten Naturzwecke erklärt die hohe Energie, mit der wir ihn zur Überwindung feindseliger Hindernisse ausgestattet finden. Beispiele liefsen sich zu tausenden aufzählen[1]; wir erwähnen nur, dafs in der Umarmung der Weibchen begriffene Froschmännchen nicht loslassen und die Befruchtung nicht unterbrechen, wenn man ihnen den Kopf abschneidet, Glieder ausreifst, oder verbrennt u. s. w.[2] Auch der Mensch ist dem Geschlechtstriebe unterworfen, wird von diesem zur Begattung getrieben und im Gebrauch der Begattungswerkzeuge belehrt, wenn er auch durch sein Erkenntnisvermögen von der Bedeutung derselben unterrichtet ist.

Über den Nervenmechanismus, welcher bei den Fröschen das hartnäckige Umklammern der brünstigen Weibchen durch die Männchen vermittelt, hat Goltz interessante Versuche mitgeteilt. Es ist dieser Umarmungskrampf der Männchen ein entschiedener Reflexkrampf; sensible Nerven, welche in der Haut der Brust und der Beugeseite der Arme endigen, lösen in demjenigen Teil des Rückenmarks, welcher von den drei obersten Wirbeln eingeschlossen wird, die Erregung der Armflexoren aus. Nimmt man ein in der Brunst befindliches Männchen vom Rücken des Weibchens herab, dekapitiert es und schneidet das Rückenmark mit samt dem übrigen Körper unterhalb des dritten Wirbels durch, so umklammert das die Arme tragende Körpersegment nicht allein jedes dargebotene Weibchen, sondern auch den Finger oder jeden beliebigen festen Gegenstand, mit dem man die Haut der Bauchfläche reibt. Dieser Reflex bleibt jedoch aus, wenn die Hautbedeckungen zuvor entfernt oder die denselben zugehörigen sensibeln Rückenmarkswurzeln durchtrennt worden sind. Auch das unversehrte oder nur des Grofshirns beraubte Männchen umarmt den vorgehaltenen Finger, wenn man es unmittelbar vorher vom Weibchen gelöst hat; ist aber längere Zeit darüber verflossen, der ursprüngliche Erregungszustand des Tiers auf einen niedrigeren Grad gesunken, so stöfst es sowohl den Finger als auch einen männlichen Frosch zurück und umarmt mit gewohnter Beharrlichkeit eben nur ein brünstiges Weibchen. Die Fähigkeit des Froschmännchens gerade nur trächtige mit gefüllten Eierstöcken versehene Weibchen ausfindig zu machen, beruht weniger auf der psychischen oder reflektorischen Verwertung von Gehör-, Geruchs- oder Gesichtseindrücken, als vielmehr auf denjenigen von Tasteindrücken, welche durch die eigentümliche Leibesform der trächtigen Weibchen ein so eigentümliches, der Auslösung des entsprechenden Reflexkrampfs so besonders günstiges Gepräge empfangen, dafs selbst das grofshirnlose Froschmännchen die Leiche eines trächtigen Weibchens mit viel gröfserer Beharrlichkeit als diejenige eines nichtträchtigen oder gar eines Froschmännchens umklammert, also auch ohne Grofshirn zwischen den dargebotenen Körperumrissen gleichsam Unterscheidungen zu treffen vermag.[3]

Der Geschlechtstrieb steht in jeder Beziehung dem Nahrungstrieb zur Seite, ist für das Leben der Gattung, was dieser für das Leben des Individuums; alle die mannigfachen den Erwerb der

---

[1] Vgl. Burdach, *Die Physiol. als Erfahrungswissenschaft.* 1835. Bd. I. p. 370 u. 497.

[2] Vgl. Spallanzani, *Erfahrungen üb. d. Erzeug. d. Thiere u. Pflanzen.* Aus d. Französischen von J. Senebier. Leipzig 1786. p. 91 u. 320.

[3] Vgl. Goltz, *Ctrlbl. f. d. med. Wiss.* 1865. p. 289; 1866. p. 273. u. *Beitr. z. Lehre v. d. Funkt. d. Nervencentr. d. Frosches.* Berlin 1869. p. 27 u. fg. (p. 33.)

Nahrung, den Gebrauch der Verdauungswerkzeuge betreffenden Handlungen, deren Zweck die Unterhaltung des Stoffwechsels ist, sind ebenso unwillkürliche Zwangsresultate des Nahrungstriebs, wie die Zeugungsthätigkeiten solche des Geschlechtstriebs. Beide Triebe sind aber auch in bezug auf ihre Entstehung analog; wie der Nahrungstrieb mit dem begleitenden Gemeingefühl des Hungers durch gewisse Zustände des Verdauungsapparats reflektorisch in einer dem Grade dieser Zustände proportionalen Intensität hervorgerufen wird, so wird auch der Geschlechtstrieb mittelbar von den Geschlechtsdrüsen aus erweckt, sinkt und steigt mit dem Grade ihrer Thätigkeit, wie folgende Thatsachen lehren. Der Geschlechtstrieb fehlt vor der Ausbildung der Geschlechtsorgane, vor dem Eintritt ihrer Sekretionsthätigkeit; Exstirpation der Keimdrüsen vernichtet ihn oder läfst ihn gar nicht aufkommen, wenn die Kastration vor dem Eintritt der Pubertät erfolgte. Bei den einer periodischen Brunst unterworfenen Tieren erwacht er gleichzeitig mit dem Beginn des Lebens in den Keimdrüsen und schläft mit dessen Stillstand wieder ein. Beim Menschen kommt es nie zu einer wahren Intermission, wohl aber zu zeitweiligen Remissionen und Steigerungen des Geschlechtstriebs, welche der sicherlich schwankenden Intensität der Absonderung parallel gehen; zufällige geschlechtliche Anregungen können in jedem Augenblick wahrscheinlich gleichzeitig Hodenthätigkeit und Geschlechtstrieb steigern. Bei dem Weibe ist trotz der Periodizität der Keimdrüsenthätigkeit eine entschieden kongruierende Periodizität des ohnehin weniger ausgeprägten und weniger aktiv sich äufsernden Geschlechtstriebs nicht erwiesen. Während der Menstruationsblutung zeigt sich in der Regel Abnahme desselben, sogar Abneigung gegen geschlechtlichen Verkehr, wahrscheinlich infolge der durch den Blutverlust bedingten zeitweiligen Abnahme der Keimdrüsenthätigkeit. Krankheiten der Genitalorgane führen nicht selten zu abnormer Erhöhung des Geschlechtstriebs, ebenso aber auch häufig krankhafte Zustände benachbarter Organe, insbesondere solche, welche mit heftigen sensibeln Reizungen verknüpft sind, z. B. Blasensteine, Mastdarmwürmer u. s. w. Entleerung der Hoden und der Samenreservoirs deprimiert den Geschlechtstrieb beträchtlich für einige Zeit, wahrscheinlich bis die gesteigerte Absonderung den Verlust wieder ersetzt hat. Alle diese Thatsachen können keinen Zweifel an der Existenz eines Kausalitätsverhältnisses zwischen Geschlechtstrieb und Hodenthätigkeit übrig lassen; nichtsdestoweniger ist die Natur dieses Verhältnisses fraglich. Es scheint, dafs von den mit Sekret gefüllten Keimdrüsen durch Druck oder auf eine andre Weise sensible Nerven erregt werden[1], und dafs deren Erregung im Cerebrospinalorgan die-

[1] Vgl. darüber E. PFLUEGER, PFLUEGERS *Arch.* 1877. Bd. XV. p. 82 u. fg.

jenige Thätigkeit auslöst und unterhält, welche den Geschlechtstrieb bedingt. Dem fraglichen Zentrum desselben kann der Anstofs zur Thätigkeit aufser von den Hoden aus noch auf andern Wegen kommen; oder der bereits vorhandene Trieb kann auf diesen Wegen den Anlafs zur Steigerung erhalten. Solche Wege stellen fast alle zentripetalleitenden Nerven vor, bald ist es dieser, bald jener Sinnesnerv, welcher durch gewisse Erregungsqualitäten den Geschlechtstrieb zu hellen Flammen anbläst, sei es unmittelbar oder mittelbar, indem die betreffenden Sinnesempfindungen zunächst wollüstige Vorstellungen auslösen, und diese zur Erhöhung der Geschlechtsbegierde führen. Bei den meisten Tieren ist sogar augenscheinlich irgend einem bestimmten Sinnesnerv die Funktion übertragen, den Geschlechtstrieb zu wecken oder bis zur höchsten Höhe zu steigern; so erwecken die Männchen der Singvögel und Frösche in den Weibchen durch gewisse Gehörseindrücke die Begattungslust, in andern Fällen sind es Gesichtseindrücke oder Geruchseindrücke eigentümlicher Sekrete des einen Geschlechts, welche zur Reizung des andern bestimmt sind. Es bedarf kaum der Erwähnung, welche Wichtigkeit diese Erregungsmittel dadurch erhalten, dafs sie in die Ferne wirken, und oft in beträchtliche, nach dem Mafsstab der Tragweite unsrer Sinne unglaublich erscheinende Entfernungen, wie sich durch zahlreiche Beispiele aus allen Tierklassen belegen liefse. Eines der wunderbarsten ist das Witterungsvermögen der Schmetterlingsmännchen für die brünstigen Weibchen, welches so weit geht, dafs sich erstere regelmäfsig an den Fenstern eines Zimmers einfinden, in welchem ein Weibchen ausgekrochen ist, oft sogar erscheinen, obwohl in weiter Umgebung kein Wohnort derselben bekannt ist. Die höchste Steigerung erfährt der Geschlechtstrieb bei Menschen und Säugetieren durch Erregung der sensibeln Nervenenden der Begattungsorgane selbst, deren nächstes Resultat die als Wollustempfindung bezeichnete Qualität des Gemeingefühls ist, welche aber auch, wie bereits erwähnt, auf reflektorischem Wege vorbereitende Veränderungen der Begattungsorgane für den Koitus herbeiführt, bei dem Manne Erektion des Penis, bei der Frau Erektion der Klitoris, erhöhte Absonderung der Scheidenschleimhaut. Während der Begattung selbst ist die Ejakulation des Samens eine Reflexwirkung dieser sensibeln Nerven, wie der nächste Paragraph lehren wird; doch bedarf es zur Herbeiführung dieser Ejakulation nicht der Einführung des Penis in die weibliche Scheide, auch aufserhalb führt die sensible Erregung schliefslich zur Ejakulation.

§ 179.

Von der Begattung. Unter Begattung im weitesten Sinne des Worts versteht man die Vereinigung je zweier Individuen einer

Tierart, eines männlichen und eines weiblichen (oder auch zweier Hermaphroditen), um mit oder ohne Hilfe besonderer zu diesem Zweck vorhandener Vorrichtungen das Sekret der männlichen Keimdrüsen des einen zum Zweck der Befruchtung in die Leitungswege der Eier des andren zu übertragen, oder auch direkt den Eiern im Moment ihres Übertritts in das äufsere Medium zuzuführen. Der aktive Teil der Begattung ist fast überall ausschliefslich den männlichen Individuen zugefallen, insofern es denselben obliegt, die Weibchen aufzusuchen, zu ergreifen, festzuhalten, um nun entweder die eigne Geschlechtsöffnung einfach an die weibliche anzulegen, oder einen röhrenförmigen Penis in den weiblichen Geschlechtskanal einzuführen, oder durch andre Organe (z. B. die Unterkiefertaster bei den Spinnen) den aus der Geschlechtsöffnung austretenden Samen in die weiblichen Genitalien hineinzubefördern, oder nur, wie bei den Fröschen, den Samen äufserlich auf die Eier im Moment ihrer Entleerung heraufzuspritzen. Aufser in dem zuletzt genannten Falle ist die Begattung durch die aus irgend welchen Ursachen nur im Inneren des weiblichen Organismus mögliche Befruchtung notwendig gemacht; es ist daher die Begattung nicht eine wesentliche Bedingung der Befruchtung überhaupt, sondern nur ein gewissen Nebenverhältnissen angepafstes Hilfsmittel. Wir beschränken unsre Betrachtung auf die den Menschen und Säugetieren eigne Art der Begattung, welche aus der Einführung des erigierten Penis in die weibliche Scheide besteht.

Die Erektion des Penis gibt demselben eine zur Einführung in die Scheide geeignete Lage, eine der Scheide entsprechende Form und Gröfse und einen hohen Grad von Härte, welche bei seiner Reibung an den Wänden der Scheide eine intensive Reizung der sensibeln Nervenenden und durch diese mittelbar die gleich zu beschreibenden wichtigen Reflexwirkungen hervorbringt. Ist der Scheideneingang durch das Hymen noch verschlossen, so erfordert die Einführung des Penis gröfsere Gewalt; besitzt das Hymen nicht einen ungewöhnlichen Grad von Dehnbarkeit, so gibt es dem Stofs der Ruthe durch Einreifsen nach; die Lappen des zerrissenen Jungfernhäutchens schrumpfen zu den sogenannten *carunculis myrtiformibus* ein, welche späteren Begattungen keinen Widerstand mehr entgegensetzen. Bei vollständiger Immission füllt der Penis den Scheidenkanal ganz aus und erreicht mit der Eichel die Vaginalportion des Uterus, so dafs die Mündung der Urethra dem Muttermund gegenüber zu stehen kommt. Nach erfolgter Immission treten in männlichen und weiblichen Teilen Bedingungen ein, welche die Füllung der kavernösen Körper der erektilen Organe vermehren. Die Wurzel des Glieds drückt auf die *bulbi vestibuli* der Frau und bedingt so vermehrte Stauung des Bluts in der bereits erigierten Klitoris, wahrscheinlich tritt aber auch durch den Gegendruck dasselbe im männlichen Glied ein; eine nachträgliche

Vermehrung der Füllung der männlichen Eichel bewirken die im Verlauf der Begattung eintretenden rhythmischen Kontraktionen der *musculi bulbo-* und *ischiocavernosi* durch den Druck, welchen sie auf die Wurzeln der Schwellkörper ausüben, hauptsächlich wohl aber der Krampf des Houstonschen Muskels oder seiner Vertreter durch Kompression der abführenden Venen. Die spritzenstempelartige Hin- und Herbewegung des männlichen Glieds in der Scheide, bei welcher die Eichel an den *columnis rugarum* sich reibt, und die Reibung der weiblichen *glans clitoridis* an der Wurzel des Glieds dient zur Erregung der sensibeln Nerven beider Teile, wodurch einerseits der höchste Grad der Wollustempfindung, anderseits aber beim Mann sowohl als auch bei der Frau gewisse Reflexbewegungen hervorgerufen werden. Diese Reflexbewegungen sind es, welche den Zweck der Begattung, die Überführung des männlichen Keimstoffs zur Befruchtungsstätte, erfüllen, indem sie beim Manne die Ejakulation des Samens, bei der Frau seine Aufnahme und Weiterleitung vermitteln. Bei dem Manne geraten die Muskeln in den Wänden der Samenleiter und Samenblasen in peristaltische Kontraktionen und befördern den Samen in die Harnröhre, aus welcher er stoſsweise durch die rhythmischen Kontraktionen der vorhin genannten Dammmuskeln ausgeworfen wird. Der Weg nach der Harnblase ist dem Samen durch die mit der Erektion verbundene Füllung der Venen des *caput gallinaginis* versperrt; dieser Verschluſs der Harnröhre macht auch bei vollkommener Erektion die Urinentleerung unmöglich. Bei der Frau sind es die Muskeln des Uterus, welche, reflektorisch in Thätigkeit versetzt, einmal eine für den Eintritt des Samens günstige Stellungsveränderung, zweitens durch peristaltische Bewegungen die Weiterleitung des in die Uterinhöhle gelangten Samens nach den Tuben und den Eierstöcken bewirken. Erstere Wirkung zeigt sich nach Litzmanns Beobachtungen schon beim Touchieren der Vaginalportion mit dem Finger; bei erregbaren Frauen stellt sich der Uterus mehr senkrecht, so daſs sein vorher mehr nach hinten gerichteter Mund mehr nach abwärts sieht. Nach Rouget ist diese Stellungsänderung das Resultat einer Erektion des Uterus, deren mutmaſsliche Entstehungsursachen noch strittig sind, und wegen deren wir hier auf früher (p. 523) gesagtes verweisen dürfen. Es ist vielfach darüber gestritten worden, durch welchen Mechanismus das zunächst in die Scheide ejakulierte Sperma durch den Muttermund in die Uterinhöhle und von da weiter nach den Ovarien befördert wird. In früherer Zeit hat man mehr Schwierigkeiten für diese Samenwanderung vermutet, als wirklich vorhanden sind, teilweise sogar die Unmöglichkeit des Sameneintritts in Substanz in den Uterus behauptet, und deswegen angenommen, daſs nur ein geheimnisvoller Duft des Samens, eine *aura seminalis*, weiter dringe und das befruchtende Prinzip sei. Jetzt ist nicht allein das faktische Vordringen der Samenfäden bis zu den Ovarien für

jede fruchtbare Begattung aufser Zweifel gestellt, sondern auch über die einfachen Mittel und Wege dazu die erforderliche Auskunft erlangt worden. Der Muttermund ist zwar geschlossen, aber, wie der ungehinderte Austritt des Menstrualbluts lehrt, keineswegs so fest, dafs es zu seiner Wegsammachung für den Samen erheblicher Kräfte und besonderer Erweiterungsmuskeln bedürfte. Wahrscheinlich reicht schon die Kraft, mit welcher der Samen ejakuliert wird, im Verein mit dem spritzenstempelartigen Druck des die Scheide ganz erfüllenden Glieds hin, das Sperma durch den Muttermund hindurch zu pressen. Dafs die Kontraktionen der Uterinmuskeln oder eine Art von Erektion des Uterus zur Eröffnung desselben etwas beitragen und eine Ansaugung des Samens bewirken, ist zwar mitunter behauptet, aber noch keineswegs exakt nachgewiesen worden, und ebenso fehlt mindestens bezüglich des Menschen jeder berechtigte Grund, um mit KEHRER anzunehmen, dafs das ejakulierte Sperma durch antiperistaltische Bewegungen der Scheide in die Uterushöhle getrieben würde. Um so sicherer ist dagegen durch direkte Beobachtungen an Tieren dargethan[1], dafs es vom Muttermund nach den Tuben und in letzteren nach den Ovarien hin fortschreitende peristaltische Bewegungen der Uterus- und Tubenwände sind, welche den eingedrungenen Samen schnell in der bezeichneten Richtung dem Ei entgegen befördern. Übrigens gelangt von der nicht unbeträchtlichen Menge des bei einer Begattung ejakulierten Samens sicher immer nur ein kleiner Teil in den Uterus, während der Rest durch die Scheide wieder abfliefst; eine wie geringe Spermaquantität zur Befruchtung eines losgelösten reifen Tiereies genügt, wird der folgende Paragraph lehren. An eine aktive Weiterbewegung des Samens durch die Bewegungen der Samenfäden ist nicht zu denken, einmal, weil die Kraft derselben sicher den beträchtlichen Widerständen, welche ihnen entgegenstehen, nicht gewachsen ist, vielleicht nicht einmal zur Überwindung der entgegengesetzt schwingenden Cilien des im Uterus und in den Tuben vorhandenen Flimmerepithels ausreicht, zweitens weil diese Bewegung in allen möglichen Richtungen geschieht, so dafs das Vordringen eines oder mehrerer Samenfäden in die Tuben bis zu den Ovarien wahrscheinlich in der Mehrzahl der Fälle, in welchen die Befruchtung erfolgt, dem Zufall überlassen bleiben müfste.

Die Begattung ist bei beiden Geschlechtern, in höherem Grade beim Manne, mit allgemeinen Erscheinungen verknüpft, welche von mittelbar erhöhter Thätigkeit gewisser Teile des Nervensystems abzuleiten sind. Es sind als solche zu nennen: vermehrte Herzthätigkeit, subjektives Hitzegefühl, Schweifs, Halluzinationen, überhaupt gewaltige psychische Aufregung, unwillkürliche krampfhafte Muskelkontraktionen; bei Frauen häufig Magenkrämpfe mit Übelkeiten und

[1] Vgl. darüber HENSEN, *Ztschr. f. Anat. u. Entwicklungsgesch.* 1876. Bd. I. p. 211 u. 353.

Erbrechen und alle möglichen Formen der sogenannten hysterischen Erscheinungen. Bei dem Manne erlischt mit der vollendeten Samenejakulation rasch die geschlechtliche Begierde, die Aufregung weicht einer beträchtlichen Ermattung und oft anhaltenden geistigen Verstimmung. Daſs insbesondere beim Manne die Thätigkeit der beteiligten Nervenzentren bei der Begattung eine energische, erschöpfende ist, lehren auch die bekannten übeln Folgen zu häufiger Befriedigung des Geschlechtstriebs durch normalen Koitus oder durch Selbstbefleckung.

§ 180.

Von der Befruchtung. Die Aufgabe dieses Paragraphen ist, Bedingungen, Erscheinungen und Wesen derjenigen Einwirkung des Samens auf das Ei, durch welche er dasselbe zur vollständigen Durchführung seiner Entwickelungsveränderungen bis zur Vollendung eines neuen Individuums anregt und befähigt, zu erörtern. Es gibt wenige Fragen in der Physiologie, welche von alters her in gleichem Grade der Spielball der Hypothese gewesen sind, wie die Frage nach dem Wesen der Befruchtung. Nüchterne, auf Thatsachen oder vermeintliche Thatsachen gegründete Theorien und die abenteuerlichsten, oft ganz aus der Luft gegriffenen, irgend einer naturphilosophischen Modeanschauung angepaſsten Dichtungen haben im bunten Wechsel sich um die Herrschaft gestritten; hätten wir Raum für eine Spezialgeschichte der Physiologie, so könnten wir Bogen über dieses Thema füllen.[1] Das Wesen der Befruchtung ist noch heutzutage ein durchaus ungelöstes Problem, trotzdem daſs schon seit geraumer Zeit durch SPALLANZANIS[2] künstliche Befruchtungsversuche die wichtigsten Bedingungen eines wirksamen Verkehrs zwischen Samen und Ei festgestellt sind, trotzdem daſs die neueste Zeit durch sorgfältige mikroskopische Forschungen die Grundthatsache der Befruchtung, den Eintritt der beweglichen Samenelemente in das Innere des Eies, über alle Zweifel erhoben hat. Eben diese Thatsache war es, auf welche man früher, lange bevor der geringste objektive Beweis für sie geliefert war, Theorien der wunderbarsten Art gebaut hat, während sie später, als sie zuerst als Beobachtungsresultat auftrat, lange Zeit hartnäckig in Abrede gestellt wurde, und jetzt, wo sie mit voller Sicherheit dasteht, bei

---

[1] Betreffs der älteren Gesch. d. Befruchtungslehre s. BURDACHs *Physiol.* 1835. Bd. I. p. 503, u. ALBR. V. HALLERs *Elementa physiol. corp. human.* Lausanne 1778. T. VIII. Sect. I.

[2] SPALLANZANI, *Erfahrungen über d. Erzeug. d. Thiere u. Pflanzen.* Aus d. Französischen von SENEBIER. Leipzig 1876. — Vgl. ferner PRÉVOST u. DUMAS, *Annal. des sciences natur.* 1824. T. II. p. 129. — NEWPORT, *Philosoph. Transactions.* 1851. Part. I. p. 169.

unbefangener Kritik als unzureichend erkannt werden muſs, um eine Antwort auf jene wichtigste Kardinalfrage zu schaffen. Wir wenden uns zur Erörterung der Thatsachen.

Bereits durch SPALLANZANIS klassische Versuche war der Beweis geliefert worden, daſs nur reifer Samen mit beweglichen Samenfäden bei direkter materieller Berührung mit einem reifen Ei eine befruchtende Wirkung auszuüben vermag. Dieser Nachweis war von hoher Wichtigkeit zu einer Zeit, wo das Märchen von einer fruchtbaren *aura seminalis* noch im vollen Ansehen stand, gestützt auf gewisse oberflächliche oder miſsverstandene Beobachtungen von Schwangerschaft bei unwegsamen Tuben, unverletztem Hymen u. s. w. SPALLANZANI stellte seine Versuche mit Eiern und Samen an, welche er aus den Keimdrüsen selbst entlehnte. Er fand bei Fröschen und Fischen, daſs reife Eierstockseier künstlich mit reifem Samen in Berührung gebracht, sich unter sonst günstigen Verhältnissen ebenso entwickelten, wie natürlich befruchtete, daſs aber weder unreife Eierstockseier durch reifen Samen noch reife Eier durch Hodenflüssigkeit mit unvollständig entwickelten Samenfäden befruchtet werden konnten. Er wies ferner nach, daſs der reife Samen seine Befruchtungskraft verloren hat, wenn seine Samenfäden ihre Beweglichkeit eingebüſst haben, sei es durch Verweilen an der Luft, oder durch den Einfluſs störender Zusätze. Gewöhnliches Wasser machte in letzterer Beziehung eine Ausnahme; es behält der Samen selbst in unendlichen Verdünnungen noch seine Wirksamkeit; SPALLANZANI vermischte 0,032 g Samen mit 500 g Wasser und fand, daſs ein Tropfen dieser Mischung, welcher nur 0,000000008 mg Samen enthielt, doch noch befruchtete, und daſs die Entwickelung ebenso rasch als bei der Einwirkung reinen Samens von statten ging. Weiter bewies er, daſs die Befruchtungskraft des Samens an die Gegenwart von Samenfäden gebunden ist. Dies folgte nicht mit Notwendigkeit aus der schon erwähnten Erfahrung, daſs Samen mit unentwickelten oder mit bewegungslos gewordenen Samenfäden unwirksam ist; denn es wäre möglich, daſs in ersterem Fall die Samenflüssigkeit ebenfalls noch nicht ihre volle Reife erlangt hätte, im zweiten Fall dieselbe Ursache, welche die Beweglichkeit der Samenfäden aufhebt, auch eine die Befruchtungskraft vernichtende physikalische oder chemische Veränderung der Zwischenflüssigkeit bedingt hätte. Daſs aber wirklich die Samenfäden selbst die Träger des befruchtenden Prinzips, oder wenigstens die unentbehrlichen Vermittler der Befruchtung sind, lehrten SPALLANZANIS Versuche mit Filtration des Samens; das Filtrat, in welchem das Mikroskop keine Formelemente entdeckt, ist unter allen Umständen unwirksam, während der auf dem Filter bleibende, fast nur aus Samenfäden bestehende Rückstand sich in hohem Grade befruchtungsfähig zeigt. Wie für den Samen, so waren auch einige das Ei betreffende Bedingungen der Befruchtung

durch Erfahrung und Experimente festgestellt; abgesehen von der schon erwähnten Bedingung der vollen Reife des Eies war ermittelt, daſs der Samen, um befruchten zu können, mit der im Eierstock gebildeten Hülle des Eies in Berührung kommen muſs, indem er durch die späteren im Eileiter hinzutretenden accessorischen Hüllen in der Regel nicht hindurch zu wirken vermag, besonders nicht, wenn dieselben eine beträchtliche Konsistenz haben. Diese Bedingung erklärt die Notwendigkeit der Begattung und inneren Befruchtung, z. B. bei den Vögeln, während sich anderseits die Möglichkeit äuſserer Befruchtung bei den Fröschen trotz der nicht unbeträchtlichen Eiweiſsumhüllung des Eies aus deren weicher Konsistenz erklärt. Daſs chemische oder grobe physikalische Veränderungen des Eies die Befruchtung unwirksam machen, versteht sich von selbst.

Alle die bisher genannten, durch mühsame Experimente zutage geförderten Befruchtungsbedingungen haben später durch die Entdeckung, daſs die befruchtende Wirkung des Samens auf dem Eindringen der körperlichen Elemente desselben in das Eiinnere beruht, eine einfache Erklärung erhalten; wäre diese Thatsache früher konstatiert gewesen, so hätten sich alle diese Bedingungen *a priori* konstruieren lassen. Die Bheauptung, daſs die Samenfäden in den Dotter eindringen, ist sehr alt, weit älter als die Entdeckung des Eintritts; die Entdeckung aber auch älter als der allgemeine Glaube daran. Die älteren Angaben waren völlig aus der Luft gegriffen, entweder bloſsen Phantasien entsprungen, wie z. B. der Idee, daſs das Samentierchen selbst die Grundlage des Embryo, der Homunculus, sei, oder auf die rohesten Beobachtungen, z. B. von der allgemeinen Formähnlichkeit der *chorda dorsalis* (der Grundlage der Wirbelsäule des Embryo) mit einem Samenfaden gegründet.[1] Der erste, welcher Samenfäden im Inneren des Eies gesehen hat, ist unstreitig M. BARRY[2]; so bestimmt ihm früher dieses Verdienst abgesprochen wurde, solange seine Beobachtungen vereinzelt dastanden und ihre Konstatierung niemand gelang, so gerecht ist es, ihn jetzt als den Entdecker des wichtigen Faktums zu bezeichnen. BARRY teilte im Jahre 1840 mit, daſs er eigentümliche Öffnungen im Kaninchenei und einmal innerhalb eines solchen einen Körper, welcher die gröſste Ähnlichkeit mit einem vergröſserten Samenfaden hatte, beobachtet habe; im Jahre 1843 dagegen gibt er bestimmt an, wiederholt im Inneren aus dem Eileiter entnommener Kanincheneier Samenfäden erkannt zu haben. Jene erste Beobachtung BARRYS erscheint noch heutzutage in sehr zweifelhaftem Licht. Denn weder läſst BARRYS Abbildung jene vermeintliche groſse Ähnlichkeit des fraglichen Objekts in der Öffnung

---

[1] Über die älteren Fabeln von d. Eindringen d. Spermatozoen und ihre Bestimmung s. BURDACH, a. a. O. p. 599, u. SPRENGEL, *Vers. einer pragm. Gesch. der Arzneik.* 3. Aufl. Halle 1821—28. Bd. IV. p. 284.

[2] M. BARRY, *Philosoph. Transactions*, 1840. Part. I. p. 532; 1843. Part. I. p. 33, u. *Proceedings of the Royal Society of London.* June 1853.

mit einem Samenfaden erkennen, noch ist es bis jetzt gelungen, die Existenz jener nach BARRY durch allmähliche Verdünnung der Wandung entstehenden (Mikropylen) Öffnungen in der *zona pellucida* zu konstatieren; im Gegenteil haben wir allen Grund dieselben mit MEISSNER[1] für zufällige durch die Präparation entstandene Risse der Zona anzusehen. Nicht so waren BARRYS spätere Angaben durch direkte Gegengründe zu entkräften. Die Gründe, warum man insbesondere auf BISCHOFFS Autorität hin allgemein eine Täuschung BARRYS annahm, lagen teils in dem Umstand, daſs BARRYS embryologische Arbeiten reich an entschieden irrigen Angaben sind, welche von Beobachtungstäuschungen herrühren, teils in der leichten Erklärlichkeit der Täuschung BARRYS aus einer Verwechselung auf der Zona befindlicher Samenfäden mit innerhalb derselben befindlichen, und drittens in der Versicherung der ersten Autorität in Befruchtungsbeobachtungen, BISCHOFFS, trotz sorgfältiger Untersuchung zahlloser befruchteter Säugetiereier niemals einen Samenfaden im Dotter wahrgenommen zu haben. Der festgewurzelte Unglaube an das Eindringen der Spermatozoen wurde auch nicht erschüttert, als dasselbe von zwei andern englischen Forschern bei andern Tieren aufs neue beschrieben wurde, von NELSON für die Askarideneier und von NEWPORT für die Froscheier.[2] NELSON, von dessen Arbeit bereits wiederholt die Rede gewesen ist, beobachtete bei *Ascaris mystax*, daſs jene eigentümlichen, erst im weiblichen Eileiter vollkommen ausgebildeten kegelförmigen glänzenden Samenkörperchen die von oben aus dem Eierstock herabkommenden Eier dadurch befruchten, daſs sie sich einfach in die nach seiner Ansicht hüllenlose Dottersubstanz an irgend einer Stelle hineindrücken, sich darin in unregelmäſsige durchsichtige Massen verwandeln und endlich darin verschwinden, worauf die Furchung beginnt. NEWPORT sah die Samenfäden der Frösche in Menge durch die Eiweiſshülle der Froscheier senkrecht sich einbohren, konnte sie anfangs immer nur bis zur Dotterhaut verfolgen; später dagegen gelang es ihm, sie auch innerhalb der Dotterhaut wahrzunehmen. Beide Arbeiten hatten noch wenig Beachtung gefunden, als KEBER[3] auftrat und mit gröſster Bestimmtheit das Eindringen der Samenfäden in die Eier der Najaden und des Kaninchens durch präformierte Öffnungen, für welche er zuerst den aus der Pflanzenanatomie entlehnten Namen „Mikropyle" einführte, direkt gesehen zu haben behauptete. Leider enthalten jedoch KEBERS Angaben einesteils, soweit sie die Befruchtung des Kanincheneies betreffen, die gröbsten Irrtümer,

---

[1] MEISSNER, *Ztschr. f. wiss. Zool.* 1855. Bd. VI. p. 249. — Vgl. o. p. 485.

[2] NELSON, *Philosoph. Transactions.* 1852. Part. II. p. 563. — NEWPORT, ebenda. 1851. Part. I. p. 240; 1853. Part. II. p. 233 u. 271. Eine Bestätigung der Angaben NELSONS s. bei MEISSNER, *Ztschr. f. rat. Med.* N. F. 1853. Bd. IV. p. 404, u. bei LEUCKART, *Die menschl. Parasiten* etc. Leipzig 1876. Bd. II. p. 85.

[3] KEBER, *Über d. Eintritt d. Samenzellen in das Ei.* Königsberg 1853, u. *Mikroskop. Unters. über d. Porosität d. Körper.* (Anhang.) Königsberg 1854.

beruhen andernteils, soweit sie die Befruchtung des Najadeneies zum Gegenstand haben, auf ungenügenden oder unrichtigen Beobachtungen und sind überdies noch reich an falschen Deutungen.[1] Trotz alledem bleibt den KEBERschen Arbeiten ein Verdienst, welches ihnen einen Platz in der Geschichte der Befruchtungslehre sichert, das Verdienst nämlich, neue exakte Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang angeregt zu haben, durch welche die Wahrheit zutage gekommen ist. Kurze Zeit, nachdem BISCHOFF seine Widerlegung KEBERS und NELSONS veröffentlicht hatte, erschien eine neue Arbeit von ihm[2], in welcher er das von NEWPORT beim Froschei und von BARRY beim Kaninchenei beobachtete Eindringen der Spermatozoen nach eignen Untersuchungen bestätigte. Da beim Froschei diese wichtige Beobachtung am leichtesten zu wiederholen ist, so beschreiben wir kurz Methode und Thatsachen. BISCHOFF rät, im Frühjahr ein Froschpärchen, welches sich schon möglichst lange umfaſst hält, daher dem Akt der Befruchtung möglichst nahe ist, einzufangen, damit man beide Geschlechtsstoffe vollkommen reif aus den untersten Enden der männlichen und weiblichen Leitungsorgane entnehmen kann. In den ausgepreſsten, mit Wasser verdünnten Inhalt der Samenblasen legt man eine Anzahl Eier, und untersucht dieselben alsbald, indem man sie unverletzt mit Wasser zwischen die Platten eines Kompressoriums bringt. Man erblickt dann die Oberfläche der Eiweiſshülle des Eies besetzt mit Samenfäden, von welchen ein Teil unter bohrenden Bewegungen des Fadens unter den Augen des Beobachters in radialer Richtung mit dem Körper voran in die Eiweiſsschicht mit groſser Geschwindigkeit sich einbohrt. Die innersten dichtesten Schichten der Eiweiſshülle (welche NEWPORT irrtümlich als Dotterhaut oder Chorion beschreibt) sind anfangs noch so undurchsichtig, daſs es nicht gelingt, die in sie eindringenden Samenfäden weiter zu verfolgen; wartet man, bis sie durch Wasser aufgequollen sind, so sieht man auch in ihnen Massen von Spermatozoiden, senkrecht gegen den Dotter gerichtet, wie Nadeln stecken, einzelne bis zur wahren Dotterhaut vorgedrungen, allein die meisten bereits bewegungslos, so daſs der Akt des Eindringens von BISCHOFF nie gesehen wurde. Dafür fand er dieselben nach dem Eintritt im Inneren des Eies wieder; da der Dotter der Frösche sehr undurchsichtig ist, muſs man die Spermatozoiden in dem hellen Zwischenraum zwischen Dotter und Dottermembran, welcher sich unmittelbar vor dem Beginn der Furchung an dem schwarzen Pole des Eies bildet, aufsuchen. Was das Säugetierei betrifft, so hat

---

[1] Vgl. d. Kritiken d. KEBERschen Untersuch., von O. FUNKE, SCHMIDTS *Jahrbücher der ges. Med.* 1853. Bd. LXXX. p. 118. — BISCHOFF, *Widerlegung des von Dr.* KEBER *bei den Najaden u. Dr.* NELSON *bei d. Ascariden behaupteten Eindringens der Spermatozoiden in das Ei.* Gieſsen 1854. — V. HESSLING, *Ztschr. f. wiss. Zool.* 1855. Bd. VI. p. 246.

[2] BISCHOFF, *Bestätigung des von Dr.* NEWPORT *bei d. Batrachiern und Dr.* BARRY *bei den Kaninchen behaupteten Eindringens d. Spermatozoiden in das Ei.* Gieſsen 1854.

BISCHOFF bei seinen trefflichen Untersuchungen über das Kaninchen- und Hundeei zahllose Eier aus dem Eileiter beobachtet, deren Zona auf das dichteste mit Samenfäden besetzt war, niemals aber, auch wo einer oder mehrere derselben im Inneren sich zu befinden schienen, sich davon durch objektive Beweise überzeugen können, und dies war der Grund, aus welchem er auch die Richtigkeit der BARRYschen Angaben bezweifelte. Jetzt aber, nachdem er selbst die Richtigkeit des Faktums beim Froschei eingesehen, gelang es ihm auch beim Kaninchenei durch „erneute Sorgfalt, bessere Instrumente und Glück“ Samenfäden unzweifelhaft im Inneren zu beobachten. Er fand bei einem Kaninchen 48 Stunden nach der Begattung in einem Eileiter 7 in der Furchung nicht unerheblich vorgeschrittene Eier, welche sämtlich mit Samenfäden besetzt waren und teilweise auch solche im Inneren zu enthalten schienen, wie sich aus der Abhängigkeit ihrer Deutlichkeit von bestimmten Fokusstellungen schließen ließ. Bei einem dieser Eier gelang es BISCHOFF mit einer Nadel die umgebende Eiweißschicht allmählich abzuschälen und eine Öffnung in die Zona zu stechen, ohne daß der Dotter ausfloß; als er dieses Ei unter das Kompressorium brachte und abwechselnd stärker und schwächer drückte, sah sowohl er als auch LEUCKART bei jedem Druckwechsel einen Samenfaden im Inneren frei hin- und herfließen. Bei einem zweiten Ei sah LEUCKART nach dem Sprengen desselben einen Samenfaden deutlich zwischen den Dotterkugeln aus der Öffnung ausfließen. Zu gleicher Zeit war es auch MEISSNER[1] gelungen, bei vier ziemlich am Ende des Furchungsprozesses angelangten Kanincheneiern sich und gewichtige Zeugen von der Gegenwart zahlreicher (je 10) bewegungsloser, aber vollkommen erhaltener Spermatozoiden im Inneren jedes derselben zu überzeugen.

Nachdem durch diese ersten Beobachtungen der lange bestrittene Eintritt der Samenfäden in das Innere des Eies zunächst bei Frosch- und Kanincheneiern sicher erwiesen war, durfte mit großer Wahrscheinlichkeit geschlossen werden, daß **bei allen Tieren der wesentliche Vorgang der Befruchtung derselbe sei, überall eine Zumischung der Formelemente des Samens zu dem Inhalt der Eizelle** stattfinde. Gegenwärtig gestattet uns aber sowohl die Entdeckung der Mikropylen bei einer großen Anzahl tierischer Eier (s. p. 491) als auch eine immer wachsende Zahl direkter Beobachtungen über das Eindringen von Samenfäden in den Eidotter jenem Wahrscheinlichkeitsschluß die Form eines allgemeinen Gesetzes zu erteilen und dieses dahin auszusprechen, daß **der Eintritt von Samenfäden in das tierische Ei die unerläßliche Vorbedingung jeder wirksamen Befruchtung desselben ist.**

[1] MEISSNER, *Ztschr. f. rat. Med.* N. F. 1853. Bd. IV. p. 404, u. *Ztschr. f. wiss. Zool.* 1855 Bd. VI. p. 246.

Von speziellen Beobachtungen über das Eindringen von Spermatozoen in das Eiinnere sind vor allen die zahlreichen von LEUCKART[1] an Insekteneiern gemachten hervorzuheben; er fand nicht allein bei fast allen untersuchten Arten dieser grofsen Tierklasse die oben beschriebenen präformierten Eintrittsöffnungen in den mannigfachsten Gestalten, sondern überraschte auch häufig die Samenfäden *in flagranti,* im Eintritt durch jene Thore begriffen. Weiterhin sind hervorzuheben MEISSNERS[2] sorgfältige Beobachtungen über den Befruchtungsakt bei *Mermis albicans, Ascaris mystax* und andern Nematoden, bei *Lumbricus,* ferner bei Insekten, an deren Eiern er selbständig und gleichzeitig mit LEUCKART die Mikropylenapparate aufgefunden hatte, und endlich bei *Echinus esculentus.* Hierher gehört denn auch der schon erwähnte höchst interessante Nachweis von Spermatozoen im Inneren des befruchteten (weiblichen) Bieneneies durch v. SIEBOLD.[3] Besondere Berücksichtigung verdienen endlich die Angaben CALBERLAS, KUPFFERS und BENECKES[4] über das Eindringen von Spermatozoen in das Ei der Neunaugen. Denn abgesehen von der grofsen Klarheit, mit welcher hier der ganze merkwürdige Vorgang zur Anschauung kommt, ist durch die genannten Forscher eine ältere dem vorhin aufgestellten allgemeinen Befruchtungsgesetz widersprechende Behauptung A. MUELLERS[5], nach welcher die Samenfäden bei den Neunaugen nicht unmittelbar zum Eidotter gelangen, sondern nur mittelbar ihre Inhaltsflüssigkeit an einen aus dem Dotter gegen die Mikropyle sich erhebenden cylindrischen Vorsprung abgeben sollten, endgültig widerlegt und das direkte Eindringen der Spermatozoen auch für diese Tierart jedem Zweifel entrückt worden. Ein gleiches Schicksal ist ferner auch den Behauptungen CLAPARÈDES und MUNKS, welche den von NELSON und MEISSNER[6] behaupteten Eintritt der Samenkörper in das Ascaridenei in Abrede stellen zu müssen glaubten, durch ED. v. BENEDEN[7] bereitet geworden. Schliefslich machen wir auf die höchst wichtige Bestätigung der hier behandelten Thatsache im Bereich der Pflanzenwelt aufmerksam; es ist bereits mehrfach bei gewissen Kryptogamen das Eindringen der den tierischen Samenfäden äquivalenten männlichen Antherozoiden in das Innere der weiblichen Oosporen beobachtet worden, so vor allem bei den Ödogoniumarten, einer Algenfamilie, deren Befruchtungsvorgänge durch PRINGSHEIM[8] in ganz meisterhafter Weise aufgeklärt und beschrieben worden sind. Der Verlauf des in Rede stehenden Prozesses macht sich bei *Oedogonium ciliatum* wie folgt. Die aus einer einfachen Zellreihe zusammengesetzte, im ganzen fadenförmig gestaltete Pflanze enthält aufser der endständigen Borstenzelle dreierlei Arten von Zellen (vgl. umstehende Fig. 214): erstens die vegetativen Zellen *a,* welche in sich auf ungeschlechtlichem Wege eine Schwärmspore erzeugen, zweitens stark angeschwollene Zellen *b,* in welchen die ruhende Spore sich bildet, die weiblichen Generationsorgane, drittens Zellen, welche kleiner als die vegetativen sind, *c,* die männlichen Generationsapparate, welche in sich aus ihrem ganzen Inhalt eine einzige kleine Schwärmspore *d* (Mikrogonidium) erzeugen; bei *d* ist eine solche im Austreten begriffen dargestellt. Diese kleine Schwärmspore, welche PRINGSHEIM ihrer Bestimmung zufolge bei Ödogonium

---

[1] LEUCKART, *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1855. p. 90.

[2] MEISSNER, *Ztschr. f. wiss. Zool.* 1854. Bd. V. p. 207, 1855. Bd. VI. p. 249; *Ztschr. f. rat. Med.* N. F. 1853. Bd. IV. p. 404; *Verhdl. d. naturf. Ges. zu Basel.* 1854—57. Bd. I. p. 374 (*Über d. Befrucht. d. Eier v. Echinus esculentus*).

[3] v. SIEBOLD, *Wahre Parthenogenesis bei Schmetterlingen u. Bienen* etc. Leipzig 1856. p. 111.

[4] CALBERLA, *Der Befruchtungsvorgang beim Ei von Petromyzon Planeri.* Leipzig 1877. Abdr. aus d. *Ztschr. f. wiss. Zool.* Bd. XXX. — KUPFFER u. BENECKE, *Der Vorgang d. Befruchtung am Ei der Neunaugen.* Königsberg 1878.

[5] A. MUELLER, *Schriften d. physik.-ökonom. Ges. zu Königsberg i/Pr.* 1864. p. 109.

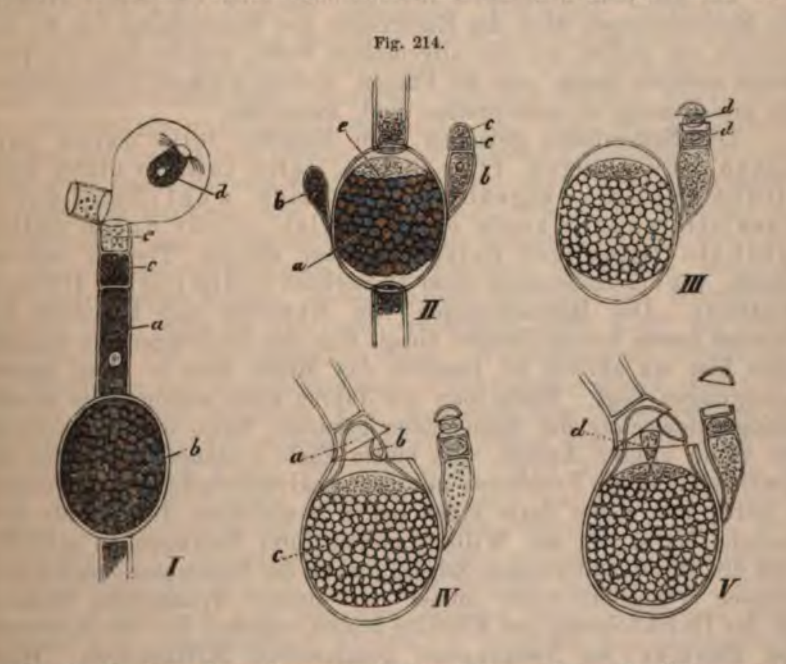
[6] MEISSNER, a. a. O. — NELSON, *Philosoph. Transactions.* 1852. Part. II. p. 563. — CLAPARÈDE, *Ztschr. f. wiss. Zool.* 1858. Bd. IX. p. 125. — MUNK, ebenda. p. 365.

[7] ED. V. BENEDEN, *Recherches sur la maturation de l'oeuf, la fécondation et la division cellulaire.* Paris, Gand u. Leipzig 1883.

[8] PRINGSHEIM, *Monatbser. d. Berliner Akad.* 1855. p. 133 u. 1856. p. 225; *Jahrb. f. wiss. Botanik.* 1858. Bd. I. 1 (25).

als Androspore, Männchenbildner, bezeichnet, setzt sich nach kurzem Herumschwärmen auf oder dicht neben der weiblichen Generationszelle *a* Fig. 214 I fest, und wächst hier zu einem wenigzelligen Pflänzchen, dem Männchen, *b*, aus. Die obere Zelle des Männchens, das Antheridium (welche noch von der ursprünglichen Schwärmsporenmembran einen Deckel trägt), teilt sich durch eine horizontale Scheidewand in zwei Tochterzellen, die Spezialmutterzellen *c c* der Samenkörper. In jeder Spezialmutterzelle entsteht ein einziger Samenkörper, *d d* Fig. III, der oberste derselben hebt den Deckel des Antheridiums ab. Um diese Zeit sammelt sich in dem bedeutend geschwollenen, ganz von grobkörnigem grünem Inhalt erfüllten weiblichen Generationsorgan in der Spitze eine farblose feinkörnige Schleimmasse an (s. Fig. III). Bald darauf

Fig. 214.



bricht die Membran dieses Organs unter der Spitze auf, aus der Öffnung dringt jene schleimige Masse hervor, erstarrt unter dem Auge des Beobachters zu einem Schlauch (Befruchtungsschlauch) *a* Fig. IV, mit einer dem Männchen zugewendeten Öffnung (Mikropyle) *b*. Der übrige Teil der Schleimmasse zieht sich wieder zu der Inhaltskugel, und diese von der Wand zurück zu einer frei im Inneren liegenden Kugel, der Befruchtungskugel *c*. Um die nämliche Zeit hebt sich der Deckel des Antheridiums vollständig ab, der obere keilförmig gestaltete bewimperte Samenkörper tritt heraus und dringt durch die Öffnung des Befruchtungsschlauchs mit der Spitze voran in das weibliche Geschlechtsorgan (*d* Fig. V), senkt sich mit seiner Spitze in die Befruchtungskugel und zerfliefst in ihr, ohne dafs aufserhalb etwas zurückbleibt; nur im Inneren der Befruchtungskugel (Oospore), in jener vorher ganz klaren Schleimmasse am oberen Pole zeigen sich jetzt einige von dem aufgelösten Samenkörper (Antherospore) herrührende grüne Körnchen.

Aufser den Ödogonienarten ist noch vielen andern niederen Pflanzenfamilien ein dem tierischen Befruchtungsvorgange verwandter Fruktifikationsprozefs eigentümlich. Bei einigen Fukusarten tritt eine grofse Zahl von

Antherozoiden an die weibliche Spore heran und versetzt dabei durch die Schwingungen ihrer Cilien dieselbe in eine Rotation. Wie viele von ihnen wirklich eindringen, und ob überhaupt ein Eindringen stattfindet, ist allerdings noch ungewifs. Wer erinnert sich aber bei dieser von THURET[1] gegebenen Beschreibung der Fukusfruktifikation nicht an MEISSNERS Beschreibung der Befruchtung bei Lumbricus, nach welcher sich die Spermatozoen von allen Seiten in die weichen membranlosen Dotter einbohren, so dafs sie mit dem verdickten Ende darin stecken, während die Schwänze zu schwingen fortfahren und dadurch den Dotter, welcher oft einer mit Flimmercilien besetzten Zellenmasse gleicht, in eine rotierende Bewegung versetzen.[2]

Da uns eine detaillierte Beschreibung aller bis jetzt vorliegenden Beobachtungen über das Eindringen der Samenfäden ins Ei unmöglich ist, wollen wir die allgemeinen Sätze, welche sich bis jetzt daraus ableiten lassen, und die Fragen, welche weiteren Untersuchungen zur Lösung zu unterbreiten sind, aufsuchen.

Die Samenfäden gelangen zum Eidotter teils durch ihre eignen Bewegungen, teils passiv, teils infolge einer vom Eiinhalt auf sie ausgeübten Attraktion, wohl immer durch präexistierende Kanäle der Eihüllen, nicht durch selbst gebahnte Öffnungen derselben, bei einigen Tieren, wie es scheint, vor der Entstehung einer Dotterhaut in die nackte Dottersubstanz. Die Beobachtungen von NEWPORT und BISCHOFF am Froschei lassen keinen Zweifel übrig, dafs das Eindringen der Samenfäden hier ein aktives ist, insofern das Mittel dazu in ihren eignen Bewegungen liegt. Hätte man vor Jahren diese regelmäfsige zweckmäfsige Bewegung der Samenfäden gekannt, hätte man beobachtet, wie sie in grofser Anzahl, alle einem Ziele zusteuernd, sich in die Eiweifsschicht des Froscheies mit grofser Geschwindigkeit einbohren, so hätte man sicher darin einen neuen gewichtigen Beweis für ihre tierische Natur, für die Willkürlichkeit ihrer Bewegungen erblickt. Dafs die schraubenförmigen Schwingungen der Spermatozoenschwänze indessen wenigstens nicht immer das einzige dynamische Moment bei der Durchbohrung der Eihüllen bilden, ergeben die von KUPFFER und BENECKE[3] am Neunaugenei gesammelten Erfahrungen. Hier, wo es immer nur einem Spermatozoid gelingt, nach Durchbohrung der Eihüllen unmittelbar und ganz in den Dotter hineinzugelangen, erlöschen die selbständigen Bewegungen des Schwanzteils desselben gänzlich, sobald das Kopfstück die doppelte Eihaut passiert hat. Von diesem Augenblick an wird der starr und gestreckt gehaltene Schwanzfaden von dem unaufhaltsam vorwärtsdringenden und dabei amöboide Formveränderungen erfahrenden Köpfchen nachgeschleppt. Der ganze Vorgang macht den Eindruck, als ob das Spermatozoon vom Dotter her einwärts gezogen wird, von seiten des letzteren

---

[1] G. THURET, *Recherch. sur la fécondation des Fucacées.* Paris 1855. (*Extrait des Annales des sciences naturelles*, 4e Série. T. II et III.) p. 11 u. 18.

[2] Ähnliche Angaben über die befruchteten Eier von Anneliden u. Echinodermen s. bei KOWALEWSKY, *Entwickelungsgeschichte des Amphioxus lanceolatus.* St. Petersburg 1867.

[3] C. KUPFFER u. B. BENECKE, *Der Vorgang der Befruchtung am Ei der Neunaugen.* Königsberg 1878. p. 13.

ılso einer Attraktion unterliegt. Wo zur Zeit der Befruchtung der
Dotter durch eine membranöse Hülle nach aufsen abgegrenzt wird,
lürfen wir wohl mit Bestimmtheit die Existenz einer Mikropyle
oder doch wenigstens einer durch leichtere Durchgängigkeit ausge-
eichneten Oberflächenpartie voraussetzen, wenn es auch noch nicht
n allen Fällen gelungen ist, eine solche ausgezeichnete Region auf-
ufinden. Ob der poröse Bau der *zona pellucida* vieler tierischen
Eier und auch der Säugetier- und Menscheneier als Ersatz für eine
ehlende Mikropyle dienen kann, müssen wir dahingestellt sein
assen. Wo eine deutlich erkennbare Mikropyle vorhanden ist,
ehen wir die Benutzung derselben durch die Samenfäden auf ver-
chiedene Weise gesichert: entweder das Ei wird allseitig von sol-
hen Massen Samenfäden umgeben, dafs der Eintritt einzelner in
las Innere ein unvermeidlicher Zufall ist, oder die Samenfäden
verden auf irgend eine Weise zu der Mikropyle hingebracht. Der
rste Fall findet bei den Fischen statt, der zweite bei den Insekten.
Es wird bei letzteren, wie schon erwähnt, der Samen während der
Begattung in das als Reservoir dienende Anhangssäckchen der Eilei-
er, das *receptaculum seminis*, aufgenommen, an dessen Mündung
lie austretenden Eichen vorbeipassieren müssen; der Mikropylen-
pparat liegt stets an dem nach rückwärts dem Kopf des Tiers
ugekehrten Pol des länglichen Eies. Wahrscheinlich erfolgt nun
lie Eröffnung des Samentäschchens reflektorisch, sobald dieser Pol
n der Mündung desselben hier angelangt oder eben vorüber ge-
litten ist, wobei das entleerte Samentröpfchen also unmittelbar und
usschliefslich auf diesen Pol abgesetzt, durch die hinter dem Ei
ch zusammenziehenden Eileiterwandungen vielleicht sogar gegen
ssen Mikropylen gedrängt wird. Die Nervenendapparate aber,
ren Erregung den vermuteten Reflexakt auslöst, mögen vielleicht
den feinen Härchen der weiblichen Scheide gegeben sein[1], welche
dem Augenblick von dem vorrückenden mikropylenfreien Eipol
icht und niedergedrückt werden, in welchem der nachrückende
ropylenhaltige Eipol die Mündung der Samentasche streift. Bei
enigen Tieren, deren Samenfäden unbeweglich sind, kann
Eintritt derselben kein aktiver sein, sie müssen durch irgend
he anderweitigen bewegenden Kräfte entweder in die vorhan-
Mikropyle geleitet oder in die nackte Dottermasse eingedrückt
selbst durch eine Dottermembran hindurchgeprefst werden.
gen zum thatsächlichen Beweis dieser Voraussetzungen noch nicht
chende Beobachtungen vor, und überdies ist es auch noch
er, ob nicht vielleicht alle jene bisher bewegungslos ange-
en Samenelemente unter geeigneten Umständen beweglich
könnten.

---

[1] DEWITZ, PFLUEGERS *Arch.* 1886. Bd. XXXVIII. p. 358 (380).

Über die **Zahl** der Samenfäden, welche faktisch eindringen und eindringen müssen, um die Befruchtung in gehöriger Weise hervorzubringen, läſst sich ebenfalls noch nichts Gewisses aussagen. Bei einigen Tierarten ist das Eindringen mehrerer Spermatozoen zwar als Regel anzusehen. Seitdem aber O. Hertwig[1] an den Eiern von Seeigeln, Blutegeln, Fröschen, Seesternen, Hydroidpolypen, Muscheln gezeigt hat, daſs hier überall nur ein einziger Samenfaden an dem Befruchtungsakt beteiligt ist, kann die Möglichkeit nicht abgeleugnet werden, daſs auch in den Fällen, in welchen man mehrere Formelemente des Samens in dem Eiinneren angetroffen hat, doch nur eines derselben für den Befruchtungsvorgang von wesentlicher Bedeutung ist, der Rest wenigstens unter normalen Verhältnissen jedes Einflusses auf die ferneren Entwickelungsprozesse des Dotters entbehrt und nach Analogie abgestorbener Gewebsmassen im ausgebildeten Organismus einem molekularen Zerfall mit nachträglicher Resorption anheimfällt. Immerhin werden noch weitere und umfassendere Untersuchungen abzuwarten sein, ehe man sich über die zur Befruchtung absolut notwendige Zahl von Samenelementen schlüssig zu machen hat. Daſs unter den Pflanzen bei Ödogonium offenbar auch nur ein einziger Samenkörper zur Befruchtung ausreicht, haben wir schon erwähnt, und das gleiche gilt nach Strasburger auch für die kryptogamischen Farne.[2]

Aus den noch keineswegs zahlreichen Beobachtungen, welche über die Zahl der in das Eiinnere gelangten Spermatozoiden genauere Auskunft erteilen, heben wir folgende hervor. Von Säugetieren ist namentlich das Ei der Kaninchen Gegenstand einer wiederholten Prüfung gewesen. Die ersten hier zu berücksichtigenden Angaben rühren von Meissner[3] her, welcher durchschnittlich je 10 Spermatozoen in einem Ei fand, und in einer späteren Abhandlung Ed. v. Benedens[4] wird sogar berichtet, daſs sich in jedem befruchteten Kaninchenei eine groſse Zahl eingedrungener Spermatozoiden nachweisen läſst, und zwar nicht nur im ersten Beginn der Eientwickelung, sondern auch noch dann, wenn der Furchungsprozeſs schon beträchtlich vorgeschritten und das Ei bereits um mehrere mm im Durchmesser gewachsen ist. Mit ganz besonderer Genauigkeit sind wir ferner über das numerische Verhältnis der eindringenden Spermatozoiden im Neunaugenei unterrichtet. Für diese Tierart kann durch Kupffer und Benecke[5] als festgestellt angesehen werden, daſs in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle nur ein einziger Samenfaden den Dotter erreicht. Unter mehr als fünfzig Einzelbeobachtungen konnte nur zweimal das Eindringen von zwei, einmal ein solches von drei Spermatozoiden konstatiert werden, wobei sich jedoch gleichzeitig herausstellte, daſs immer nur eines, das bevorzugte Spermatozoid Kupffers und Beneckes, sich ganz und unmittelbar in die Dottermasse versenkte, während das zweite und dritte nur teilweise und erst mittelbar durch einen kontraktilen Fortsatz des Dotters in den letzteren

[1] O. Hertwig, *Morphol. Jahrb.* 1875. Bd. I. p. 347, 1876. Bd. III. p. 1, 1877. Bd. IV. p. 156, 177 u. 271.

[2] Ed. Strasburger, *Annales des sciences natur.* 5e Série. Botanique 1868. T. IX. p. 227 (p. 245).

[3] Meissner, *Ztschr. f. wiss. Zool.* 1855. Bd. VI. p. 246.

[4] Ed. v. Beneden, *La maturation de l'oeuf, la fécondation* etc. Bruxelles 1875. p. 10.

[5] Kupffer u. Benecke, *Der Vorgang d. Befruchtung am Ei d. Neunaugen.* Königsberg 1878. p. 12.

hineingezogen, von demselben gleichsam verschluckt wurde. Ebenso bestimmt lauten endlich auch die Mitteilungen Ed. v. Benedens[1] über die Befruchtung der von ihm untersuchten Askarideneier. In einer Überzahl von Fällen gelangte dieselbe auch hier mit dem Eindringen eines einzigen Zoosperms in den Dotter zum Abschlufs.

Die nächste und zugleich wichtigste Frage, was aus den in das Ei eingedrungenen Samenfäden wird, ist leider auch noch nicht mit Bestimmtheit zu beantworten. Denn einerseits ist die bisher gültig gewesene ältere Anschauung soeben derart erschüttert worden, dafs an ein unbedingtes Aufrechterhalten derselben gar nicht mehr gedacht werden kann; anderseits läfst sich auch nicht wohl übersehen, dafs einzelne Erfahrungen, namentlich auf dem Gebiete der Pflanzenphysiologie, immer noch der freilich sehr bedrohten älteren Auffassung das Wort reden. Nach dieser letzteren sollten die eingedrungenen Samenfäden früher oder später sich auflösen, ohne dafs irgend ein bestimmtes vor den übrigen Dotterelementen ausgezeichnetes Gebilde aus ihnen hervorginge, und so verhält sich die Sache auch wirklich bei dem Fruktifikationsvorgange der kryptogamischen Pflanzenfamilie der Ödogoniumarten (s. p. 600). Gerade umgekehrt lautet dagegen die neuere von O. Hertwig[2] begründete und von vielen Seiten bestätigte Lehre. Ihr gemäfs erscheint als erste sichtbare Folge jeder wirksamen Befruchtung an einer bestimmten Stelle der Dotteroberfläche ein kernähnliches Gebilde, dessen unmittelbare Abstammung aus den eingedrungenen die Befruchtung vollziehenden Spermatozoen zwar nicht direkt festzustellen gelang, aber mit gutem Grund vorausgesetzt werden durfte. Indem nun dies von Hertwig als Spermakern (männlicher Vorkern Ed. v. Benedens) bezeichnete Gebilde, zu welchem die benachbarten Dotterkörnchen alsbald eine strahlige Anordnung nehmen, von der Eiperipherie allmählich nach einwärts rückt und im Zentrum des Dotters mit einem zweiten kernähnlichen Körper, dem Rest des nach Hertwig niemals ganz zu Grunde gehenden Keimbläschens, dem sogenannten Eikern (weiblicher Vorkern Ed. v. Benedens), verschmilzt, entwickelt sich aus der Vereinigung beider der erste Furchungskern, und ist der Beginn der späterhin näher zu betrachtenden Teilungsprozesse des Eidotters signalisiert. Hiernach wäre also der erste Zielpunkt des Befruchtungsakts in der einheitlichen Verschmelzung zweier ursprünglich getrennter, aus männlichen und weiblichen Geschlechtsstoffen hervorgegangener Formelemente, dem Sperma- und dem Eikerne, zu suchen. Und wie genau dieser Satz dem wirklichen Sachverhalt entspricht, davon legen untrügliches Zeugnis ab die späteren Beobachtungen Fols, Selenkas,

---

[1] Ed. v. Beneden, *Recherches sur la maturation de l'oeuf, la fécondation et la division cellulaire.* Paris, Gand u. Leipzig 1883. p. 614.

[2] Ed. v. Beneden, *La maturation de l'oeuf, la fécondation et les premières phases du développement embryonnaire des Mammifères. Bulletin de l' Acad. royale de Belgique.* Décembre 1875. — O. Hertwig, *Morphol. Jahrb.* 1875. Bd. I. p. 347.

FLEMMINGS und von ED. V. BENEDEN[1] selbst, welchen es zu wiederholten Malen glückte, den ersteren drei an Echinodermen, dem letzteren an den ebenso günstig veranlagten Eiern von *Ascaris megalocephala,* sowohl das Eindringen des befruchteten Spermatozoons als auch die Umwandlung bestimmter Formelemente desselben in den Spermakern, als auch die Vereinigung dieser mit dem Eikerne Schritt für Schritt zu verfolgen. Die fundamentale Wichtigkeit solcher Ermittelungen bedarf keines besonderen Vermerks. Prüfen wir jedoch die neu gewonnene Einsicht im Zusammenhang mit den anderweitigen über den Befruchtungsakt zutage geförderten Thatsachen darauf hin, ob dieselbe uns gestattet eine Theorie des Befruchtungsprozesses aufzubauen und mithin eine Antwort auf die letzte noch übrige Kernfrage nach dem Wesen der Befruchtung zu gewinnen, so muſs ohne Rückhalt nach wie vor eingeräumt werden, daſs sich die eigentliche Natur der Kraftwirkungen durch welche das oder die eingedrungenen Samenelemente den Dotter zur Fortentwickelung anregen und befähigen unsrem Verständnis gänzlich entzieht, und daſs hierüber sogar nicht einmal eine haltbare Vermutung aufgestellt werden kann. Die Erscheinungen, welche im Inneren des befruchteten Eies ablaufen, berechtigen uns zu ganz allgemeinen Schlüssen auf das Vorhandensein anziehender Kräfte zwischen Spermakern einerseits, Eikern und Dotterkörnchen anderseits; denn ohne eine solche Annahme würde die gegenseitige Annäherung der beiden erstgenannten Formelemente sowohl als auch die von HERTWIG vielfach nachgewiesene strahlenförmige Anordnung der Dotterkörnchen zum Spermakern unverständlich bleiben. Ob diese sicher vorauszusetzenden Attraktionskräfte aber chemischen oder elektrischen Ursprungs sind, ob sie vielleicht anderweitige uns fremde Quellen haben: zur Lösung dieser Fragen existiert nicht die entfernteste Aussicht.[2]

Wie völlig rätselhaft das Wesen des Befruchtungsvorgangs bis zum gegenwärtigen Augenblick geblieben ist, ergibt sich am besten aus dem Umstand, daſs überhaupt nur ein einziger nennenswerter Versuch existiert, den fraglichen Vorgang auf eine der uns geläufigen Kraftwirkungen zurückzuführen, und daſs dieser einzige Versuch die dunkelste aller physikochemischen Kraftformen, die Kontaktkraft, zur Grundlage hat. Von dem um die embryologische Forschung so hoch verdienten BISCHOFF eingeführt und wiederholt verteidigt[3],

---

[1] FOL, *Cpt. rend.* 1876. T. LXXXIII. p. 667, 1877. T. LXXXIV. p. 286 u. 357; *Arch. des sciences phys. et nat.* 1877; *Mém. de la Société de phys. et d'hist. nat. d. Genève.* 1879. — SELENKA, *Beobacht. üb. d. Befrucht. u. Theil. d. Eies v. Toxopneustes variegatus. Vorl. Mittheil. Sitzber. d. physikal.-med. Ges zu Erlangen.* 1877. Hft. 10. — Vgl. auch d. Bericht darüber bei H. V. IHERING, *Befruchtung u. Furchung d. thier. Eier u. Zelltheilung nach d. gegenwärtig. Stand. d. Wiss.* Leipzig 1878; *Zool. Studien.* I. Leipzig 1878. — FLEMMING, *Arch. f. mikrosk. Anat.* 1882. Bd. XX. p. 1. — ED. V. BENEDEN, *Recherch. sur la maturation de l'oeuf, la fécondation et la division cellulaire.* Paris, Gand u. Leipzig 1883.

[2] Eine sehr sorgfältige Zusammenstellung und Besprechung der Zeugungstheorien s. bei HIS, *Arch. f. Anthropologie* 1870. Bd. IV. p. 197, 1871—72. Bd. V. p. 69. — Vgl. ferner auch HIS, *Unsere Körperform.* Leipzig 1875. p. 150, u. HENSEN, *Arch. f. Anat. u. Entwicklungsgesch.* 1876 Bd. I. p. 242 u. fg.

[3] Zuletzt in d. *Histor.-krit. Bemerk. zu den neuesten Mittheil. üb. d. erste Entwickl. d. Säugethiere.* München 1877.

erfreute sich die unter dem Namen der Kontakttheorie bekannte Deutung des Befruchtungsvorgangs sehr vielseitigen Beifalls, bis R. WAGNER und FUNKE[1] die Unsicherheit oder besser den gänzlichen Mangel ihrer Fundamente aufdeckten und ferner nachwiesen, dafs sie im Grunde nur die Umschreibung eines Rätsels durch ein zweites wäre. Gegenwärtig dürfte die Anschauung der beiden letztgenannten Forscher wohl als die herrschende zu bezeichnen sein, und die Überzeugung, dafs eine Theorie der Befruchtung zur Zeit noch nicht möglich ist, sich allenthalben Bahn gebrochen haben. Wenn wir demungeachtet im folgenden eine kurze Skizze der BISCHOFFschen Kontakttheorie liefern, so soll damit lediglich ein historisches Interesse befriedigt, keineswegs ein, wie uns scheinen will, totgeborenes Prinzip neu belebt werden.

Die Erwägungen BISCHOFFS knüpfen an eine Reihe chemischer Vorgänge an, welche, so verschieden sie an sich sind, doch das gemein haben, dafs eine in chemischer Umsetzung begriffene Substanz bei Berührung mit einer andren auch in dieser eine chemische Umsetzung hervorbringt, ohne dafs die Einwirkung der ersten auf die zweite sich als Äufserung der bekannten Affinitätsgesetze nachweisen läfst. Man hat diese Erscheinungen unter dem Namen der „Kontaktwirkungen" zusammengefafst und der unbekannten Kraft, durch welche die primär in Umsetzung begriffene Substanz bei ihrer Berührung mit gewissen andern Substanzen diese sekundär ebenfalls zur Umsetzung disponiert, den Titel „katalytische Kraft" gegeben. LIEBIG ist es vor allen gewesen, welcher diese Theorie ausgebildet, die betreffenden Erscheinungen aufgesucht und ihr untergeordnet hat. So sind namentlich die Gärungsprozesse, darunter auch die Mehrzahl der chemischen Verdauungsvorgänge, die Umwandlung der Albuminate in Peptone, des Stärkemehls in Zucker, des Zuckers in Säuren den Kontaktwirkungen zugezählt, als Fermentkörper das „Pepsin" des Magensafts, das Ptyalin des Speichels, kurz die sogenannten Enzyme der Verdauungssäfte bezeichnet worden; ja BISCHOFF ist geneigt, „die Wunder der Ernährung" überhaupt, die spezifischen Bildungen von Gewebselementen und Umsetzungsprodukten in jedem bestimmten Organ aus solchen Kontaktwirkungen, aus der in jedem Organ spezifischen Form der inneren Bewegung der Materie zu erklären. Es ist hier begreiflicherweise nicht der Ort zu einer Diskussion über die Kontaktlehre im allgemeinen, wir glauben nicht, dafs heutzutage noch jemand eine Erklärung der fraglichen Thatsachen in jener Umschreibung erblickt, dafs man vielmehr emsiger als je bemüht ist, eine solche auf exaktem Wege zu suchen. Sehen wir, wie BISCHOFF die befruchtende Einwirkung des Samens auf das Ei als Kontaktwirkung intrepretiert. Der Samen ist nach ihm eine in fortwährender innerer Molekularbewegung begriffene Substanz, der Effekt und Ausdruck dieser unsichtbaren Bewegung ist die grobe sichtbare Bewegung seiner Formelemente. Anderseits besitzt die Dottersubstanz des Eies eine beträchtliche Spannung zu Molekularbewegungen, die Spannung ist im reifen Dotter so grofs, dafs die Bewegungen auch spontan eintreten; der Effekt dieser Bewegungen ist die fortschreitende Teilung des Dotters, der Furchungsprozefs. Die Energie dieser spontanen Bewegungen ist aber gering; damit sie sich regelrecht bis zur vollständigen Embryonalentwickelung fortsetzen, mufs ihnen eine höhere Intensität und eine bestimmte Richtung gegeben werden: das ist die Aufgabe des Samens. Er überträgt eine an den Samenfäden haftende Molekularbewegung durch Kontakt auf die Moleküle des Dotters; früher, wo man die Samenfäden nur bis auf das Ei verfolgt hatte, mufste sich BISCHOFF entschliefsen, eine Kontaktwirkung *par distance* anzunehmen, die Übertragung der Bewegung durch die dicke indifferente Eihaut hindurch geschehen zu lassen; jetzt, wo die unmittelbare Berührung der Samenfäden mit dem Dotter erwiesen ist, fällt jedes Hindernis für die Mitteilung der Bewegung und

---

[1] R. WAGNER, *Nachtrag zum* Art. *Zeugung* in seinem *Hdwrtb. d. Physiol.* Bd. IV. p. 1003. — O. FUNKE, *Fortsetzung von* GUENTHERS *Physiol.* 1853. Bd. II. p. 1154, u. *Lehrb. d. Physiol.* 4. Aufl. 1866. Bd. II. p. 1078.

ein gewichtiger (von ihm selbst freilich als „kurzsichtig" bezeichneter) Einwand gegen BISCHOFFS Theorie hinweg. Es ist nicht schwer darzuthun, was BISCHOFFS Theorie unerklärt läſst, noch leichter, was sie selbst Unerklärtes und Unerklärliches enthält. Es liegen nicht einmal für die Annahme einer Analogie zwischen der Befruchtung und einer sogenannten Kontaktwirkung irgendwelche stichhaltige Gründe vor; nichts rechtfertigt die Parallelisierung der kontraktilen Gewebselemente der Samenkörper mit einem Ferment, nichts die Vergleichung der Befruchtungsfolgen im Ei mit der chemischen Spaltung des Zuckers z. B. bei der Gärung, nichts die Annahme einer Übertragbarkeit der „Molekularbewegung", welche sich in den Kontraktionen der Samenfäden zeigt, auf eine andre zu Molekularbewegungen geneigte Substanz. Richtig ist, wie wir jetzt wissen, daſs der befruchtete Dotter der Schauplatz eigentümlicher Bewegungserscheinungen wird, und zweifellos also, daſs zum Sichtbarwerden derselben das Eindringen von Samenbestandteilen notwendig ist, ganz unerweislich vorderhand aber, daſs jene Bewegungserscheinungen durch die Samenfäden erzeugt worden wären. Kurz, nach allem gesagten erscheint uns der Ausspruch FUNKES noch immer vollkommen gerechtfertigt, daſs weder von BISCHOFF die Analogie des Befruchtungsvorgangs mit den bisher als Kontaktwirkungen aufgefaſsten Prozesssen erwiesen ist, noch daſs, wenn dies auch der Fall wäre, damit eine befriedigende Erklärung des Wesens der Befruchtung gegeben wäre.

BISCHOFFS Anschauung über das Wesen der Befruchtung ist von andern noch weiter ausgebeutet und miſsbräuchlich verwertet worden. Es klingt wie ein Märchen aus alten Zeiten, wenn wir jetzt noch Phrasen lesen, wie bei MAYER[1]: der Samen ist das intensive Kontagium, aber ein bildendes; er enthält ein Bild des zu schaffenden Organismus in Schwingungen, diese Schwingungen wirken auf die Schwingungen des Bildes im mütterlichen Ei erweckend, verstärkend, umändernd, quantitativ und qualitativ umstimmend u. s. w.

Schlieſslich nur noch eine kurze Besprechung einiger speziell die Befruchtung bei Menschen und Säugetieren betreffender Verhältnisse. In früherer Zeit ist viel gestritten worden, wo Samen und Ei sich begegnen; jetzt dreht sich die Frage nur noch darum, ob die Befruchtung bereits auf dem Eierstock selbst im Moment, in welchem das Eichen seinen Follikel verläſst, stattfindet, oder in dem Ovarialanfängen der Tuben, oder ob beide Fälle vorkommen. Schon längst hätten die zu Zeiten vorkommenden Fälle von Eierstocks- oder Bauchhöhlenschwangerschaft als Beweis gelten müssen, daſs der Samen wenigstens ausnahmsweise bis zu den Ovarien vordringe; erst 1838 ist durch BISCHOFF direkt bewiesen worden, daſs der Samen in der Regel bis zu den Eierstöcken dem Ei entgegengeführt wird. Während anfangs schon die Auffindung von Samenfäden im Uterus nach einer Begattung als wichtige Entdeckung begrüſst und demzufolge allgemein der Uterus als Ort der Befruchtung angesehen wurde, bestand der nächste Fortschritt in der von PRÉVOST und DUMAS durch zahlreiche Beobachtungen konstatierten Thatsache, daſs die Spermatozoen regelmäſsig in die Tuben eindringen, und dem daraus gezogenen Schluſs, daſs die Begegnung von Samen und Ei regelmäſsig im Eileiter stattfinde. BISCHOFF fand zuerst bei einer Hündin 20 Stunden nach der Begattung

[1] MAYER, *Verhdl. d. naturhistor. Ver. der preuſs. Rheinlande.* 1856. Heft 3 u. 4.

zahlreiche sich lebhaft bewegende Samenfäden an den Fimbrien der Tubamündung und auf dem Eierstock selbst, in welchem mehrere Follikel stark angeschwollen, aber noch keiner geplatzt war; später hat BISCHOFF diese Beobachtung häufig auch bei andern Säugetieren wiederholt, und andre Forscher, R. WAGNER, BARRY haben sie bestätigt. Der Grund, warum PRÉVOST und DUMAS niemals Samenfäden auf den Ovarien fanden, beruht, wie BISCHOFF zur Evidenz erwiesen, einfach auf dem Umstand, daſs sie zu früh nach der Begattung, bevor der Samen Zeit gehabt hatte, bis zu den Eierstöcken vorzudringen, untersucht hatten, oder auch zu spät, nachdem die Follikel bereits geplatzt waren, und ihr austretender Inhalt den Samen wieder von der Eierstocksoberfläche entfernt hatte. Diesen positiven Beobachtungen BISCHOFFS gegenüber sind die auf negative Gründe gestützten Behauptungen andrer wertlos, so namentlich POUCHETS[1] als Gesetz ausgesprochene Meinung, „daſs der Samen durch physiologische und physikalische Hindernisse abgehalten sei, bis zum Eierstock zu dringen, die Befruchtung regelmäſsig im Uterus, höchstens in den nächsten Eileiterabschnitten stattfinde.“ Ob jemals im Uterus Befruchtung stattfindet, ist sehr zweifelhaft, man könnte nur in solchen Fällen daran denken, in welchen abnormer Weise der Samen nicht in die Tuben befördert wurde, das Eichen aber dieselben rasch und ohne sich durch Umhüllungen abzusperren durchläuft. Aus dem Vordringen der Samenfäden bis zu den Ovarien läſst sich nicht beweisen, daſs die Befruchtung stets auf den Ovarien selbst erfolge, was auch von BISCHOFF keineswegs behauptet worden ist. Ob es aber gerechtfertigt ist, mit HENLE anzunehmen, daſs sie daselbst nie vor sich gehe, sondern stets in den Anfängen der Tuben, ist eine andre Frage. HENLE[2] ist zu dieser Ansicht gekommen, einmal weil er glaubt, daſs bei Befruchtung auf dem Eierstock häufiger Abdominalschwangerchaft vorkommen müſste, da erwiesenermaſsen viele Eier sich in die Bauchhöhle verirren, zweitens, weil er in dem obersten Teil der Eileiter eine groſse Anzahl von Schleimhautfalten und dadurch gebildeter Blindsäcke und Sinus fand, welchen er die Bestimmung zuschreibt als *receptacula seminis* zu dienen. Der erste Grund ist nicht stichhaltig, da die Seltenheit der Entwickelung von befruchteten Eiern in der Bauchhöhle viel wahrscheinlicher aus den Schwierigkeiten, daselbst in den notwendigen Konnex mit dem mütterlichen Organismus zu treten, zu erklären ist, und was den zweiten anbelangt, so hat die Deutung jener Einrichtungen im oberen Eileiterende, welche durch MEYERSTEIN[3] für zahlreiche Säugetiere bestätigt worden sind, als Samentaschen wohl viel Bestechendes, widerlegt aber die Möglichkeit einer Ovarialbefruchtung keineswegs.

---

[1] POUCHET, *Théorie posit. de l'ovulation spontanée* etc. Paris 1847. p. 74 u. 297.
[2] HENLE, *Nachr. v. d. k. Ges. d. Wiss. zu Göttingen.* 1863. p. 352.
[3] MEYERSTEIN, *Ztschr. f. rat. Med.* III. R. 1865. Bd. XXIII. p. 63.

Eine Frage, welche bis auf die neueste Zeit einen Gegenstand lebhafter Diskussion bildet, ist die, ob beim Menschen die zur Entwickelung gelangenden, infolge einer Begattung befruchteten Eichen spontan gelöste sind, oder ob die Begattung selbst die Lösung eines oder mehrerer Eichen herbeiführe. Dafs man in früherer Zeit, als man von dem Bestehen einer periodischen spontanen Eilösung auch beim Menschen noch keine Kenntnis hatte, einstimmig dem Begattungsakte die eilösende Wirkung zuschrieb, kann weniger auffallen, als dafs diese Annahme noch jetzt Befürwortung findet, trotzdem die selbständige Natur der Keimdrüsenthätigkeit und die periodische Wiederkehr derselben auch beim Menschen erwiesen ist. Wer indessen der zahllosen Fälle äufserer Befruchtung gedenkt, in welche zur Zeit der weiblichen Brunst die Eier ihre Bildungsstätte verlassen, um in dem umgebenden Medium der Besamung von seiten der männlichen Individuen zu unterliegen, in welchen also eine Beeinflussung der Eilösung durch die Begattung gar nicht in Frage kommen kann, wer ferner jene zahlreichen Fälle innerer Befruchtung bei Insekten sich vor Augen führt, bei welchen der in den *Receptacula seminis* durch den Koitus eingebrachte Samen oft lange Zeit auf die aus den Ovarien herabrückenden Eier warten mufs, bei welchen also ebenfalls der Mangel einer ursächlichen Beziehung zwischen Begattung und Eilösung offen liegt, wer endlich erwägt, dafs sogar für viele Säugetiere durch BISCHOFFS[1] Untersuchungen die Unabhängigkeit der Eilösung während der Brunst von der Begattung aufser Zweifel gesetzt ist, wird schon aus Gründen der Analogie geneigt sein, das gleiche Verhalten auch hinsichtlich des Menschen gelten zu lassen, solange Thatsachen, welche das Gegenteil unzweideutig erweisen, fehlen, und um so mehr dazu geneigt sein, als doch nun einmal das Vorkommen einer periodisch wiederkehrenden spontanen Eilösung im Ovarium des menschlichen Weibes nicht wohl bezweifelt werden kann. BISCHOFFS Ausspruch, dafs auch beim Menschen die befruchteten Eichen ausnahmslos spontan gelöste seien, hat daher volle Berechtigung und wird sie voraussichtlich auch behalten. Man hat denselben freilich widerlegen zu können gemeint, aber, wie die nähere Betrachtung lehrt, kaum in stichhaltiger Weise. Man glaubte, es sei mit BISCHOFFS Annahme die sicher konstatierte Thatsache unvereinbar, dafs das menschliche Weib zu jeder Zeit, sogar inmitten des zwei Menstruationsblutungen trennenden Zeitintervalls, empfängnisfähig ist; das Eichen, welches in letzterem Falle befruchtet wird, meinte man, könne weder das um die Zeit der vorhergegangenen Menstruation gelöste noch das der folgenden Menstruation vorbehaltene sein, da das erstere innerhalb 14 Tage bereits zu Grunde gegangen sein

[1] BISCHOFF, *Beweis der von der Begattung unabhäng. period. Reifung u. Lösung der Eier* u. s. w. Giefsen 1844; *Ztschr. f. rat. Med.* N. F. 1854. Bd. IV. p. 129; *Wiener med. Wochenschr.* 1875. No. 21, 22, 24.

müsse, das letztere aber keinen lebenskräftigen Samen mehr vorfinde. Einen triftigen Grund für diese Voraussetzungen hat niemand beibringen können.[1] Wie lange ein frei gewordenes Eichen beim Menschen sich befruchtungsfähig in den Tuben oder im Uterus erhält, wissen wir gar nicht; man darf daher ebensowenig behaupten, daſs ein solches Eichen nur unmittelbar nach seiner eventuell durch die Blutung angezeigten Lösung befruchtet werden könne, als einen Termin von 14 Tagen oder noch länger setzen. Daſs aber der Samen in den Eileitern und den Ovarien lange Zeit seine normale Beschaffenheit bewahrt, ist unzweifelhaft, nicht durch direkte Beobachtungen an Menschen, wohl aber durch das, was wir über die groſse Lebenszähigkeit des Samens bei Tieren wissen. Wir wollen gar nicht so fern liegende Beispiele, wie von den Bienen, herbeiziehen, deren Samen sich viele Jahre in den weiblichen Receptaculis befruchtungskräftig erhält, sondern berufen uns erstens auf die Beobachtungen Bischoffs, welcher bei verschiedenen Säugetieren lange Zeit nach vollzogener Begattung immer noch bewegliche Samenfäden auf den Eiern traf, zweitens auf diejenigen Ed. van Benedens[2], welcher bei Fledermäusen die im Herbst während der eigentlichen Begattungsperiode in Scheide und Uterus der Weibchen entleerten Spermatozoen noch im folgenden Frühjahr völlig lebenskräftig fand. Eine Empfängnis braucht folglich gar nicht davon abhängig gemacht zu werden, daſs die Samenfäden im Augenblick ihres Eindringens in die weiblichen Geschlechtsorgane daselbst gleichzeitig auch einem reifen Ei begegneten, es ist die Möglichkeit auch gar nicht ausgeschlossen, bezüglich der Fledermäuse sogar die Gewiſsheit vorhanden[3], daſs die Eilösung der Samenübertragung in unbestimmbarer Zeit nachfolge, der Same also die Eilösung gleichsam abpasse. Alle jene zusammengetragenen Fälle, in welchen eine fruchtbare Begattung inmitten eines Menstruationsintervalls stattgefunden hat, lassen mithin auch die Deutung zu, daſs der eingeführte Samen bis zum Ovarium gedrungen ist und hier eine spätere der sich vorbereitenden Menstruation zuzurechnende Eilösung abgewartet hat. Endlich ist aber noch zu bedenken, daſs wir über das zeitliche Verhältnis der Uterinblutung zur Eilösung beim Menschen keine direkten Kenntnisse haben, namentlich keine Gewiſsheit darüber besitzen, ob nicht die Abstoſsung des Eies erst nach Beginn der Blutung erfolgt, und wenn dem so ist, wie lange Zeit danach. Damit sind alle Rechnungen über die zwischen Eilösung und Begattung liegende Zeit unsicher gemacht. Ist die Pfluegersche Deutung der Menstruation als vorbereitende Wundmachung des Uterus für das kommende Eichen richtig, so ist auch das Nachfolgen der Eilösung selbstverständlich; dazu stimmt auch, daſs die

---

[1] Vgl. M. Hirsch, *Ztschr. f. rat. Med.* N. F. 1852. Bd. II. p. 127.
[2] Ed. v. Beneden, *La maturation de l'oeuf, la fécondation* etc. Bruxelles 1875. p. 17 u. 18.
[3] Benecke, *Zool. Anzeiger.* 1879. No. 30. — Ed. v. Beneden, *Arch. de biologie.* 1880. Vol. I. p. 551 (561).

Hündinnen die Begattung stets erst nach der Uterinblutung vollziehen lassen. Möglich, aber bis jetzt nicht erwiesen, ist natürlich, daſs die mit der Begattung verbundenen Veränderungen im gesamten weiblichen Generationsapparat den Eintritt der nächst bevorstehenden spontanen Eilösung beschleunigen können, indem die Begattung eine ähnliche Turgeszenz, erhöhte Blutzufuhr in den Genitalien, selbst Anlegen der Tuba an das Ovarium herbeiführt, wie sie während der Menstruation sich zeigt. Eine solche Wirkung der Begattung hat besonders ROUGET[1] behauptet. Wirkt eine Begattung in dieser Weise beschleunigend, so behält deswegen die Lösung des Eichens doch immer den Charakter der Spontaneität. Daſs die Begattung beim Menschen weit häufiger als bei Tieren ihren Zweck verfehlt, ist nicht wunderbar; die Ursachen der Erfolglosigkeit können vielfacher Art sein. Selbst wenn Samen und Ei die normale Beschaffenheit haben, ist doch ein gegenseitiges Verfehlen beider, oder eine Begegnung unter Umständen, welche den Eintritt der Spermatozoen verhindern, leicht möglich. Bei den Tieren wird die Vereitlung des Begattungszwecks schon durch die genauere Einhaltung einer bestimmten Begattungszeit, aber auch durch die gröſsere Zahl der gleichzeitig dem Samen entgegengeführten Eier verhindert, würde aber auch gerade wegen jener zeitlichen Einschränkung weit störender und gefährlicher für die Zwecke der Zeugung sein, als beim Menschen.

FÜNFTES KAPITEL.

PHYSIOLOGIE DER EIENTWICKELUNG.

ALLGEMEINES.

§ 181.

Das Endziel aller bisher betrachteten Zeugungsvorgänge ist die Umwandlung des Eies zum neuen Individuum, der Aufbau des Embryo aus dem Bildungsmaterial des Eies, sei es, daſs dieses Material lediglich aus dem ursprünglichen in der weiblichen Keimdrüse gebildeten, oder aus dem vereinigten weiblichen und männlichen Geschlechtsstoff besteht. Es ist hier nicht der Ort, eine vollständige spezielle Entwickelungsgeschichte des Embryo mit allen seinen Organen und Geweben zu liefern, eine Aufgabe, wegen deren erschöpfender Lösung auf die unten verzeichneten Lehrbücher der

---

[1] ROUGET, *Journ. de la Physiol.* 1858. T. I. p. 320, 479, 735.

Entwickelungsgeschichte verwiesen werden mufs[1]; wir beschränken uns darauf, die Grundzüge des Eilebens während der Embryonalentwickelung und die hierzu in Beziehung stehenden Zeugungsthätigkeiten des mütterlichen Organismus zu erörtern. Wir werden daher, was den ersten Teil der Aufgabe anlangt, zunächst die vorbereitenden Veränderungen des Rohmaterials, als welches der formlose Eiinhalt bezeichnet werden kann, seine Zerklüftung in einen Haufen von Bausteinen vorführen, aus deren nach einem bestimmten Prinzipe erfolgender Anordnung und Verteilung die Form des entwickelten Tierleibs hervorgeht, und sodann dieses Prinzip selbst sowohl als auch die Art und Weise seiner Durchführung in allgemeinen Umrissen bezüglich der höchsten Tierformen darzulegen versuchen. Den zweiten Teil unsrer Aufgabe können wir spezieller als die Physiologie der Schwangerschaft bezeichnen, da wir ausschliefslich die bei Mensch und Säugetieren durch die innere Entwickelung notwendig gemachten Ernährungsanstalten und Thätigkeiten des mütterlichen Organismus zu berücksichtigen gedenken.

Es bedarf kaum der Erwähnung, dafs die Entwickelungsveränderungen des Eies bei verschiedenen Tieren aufserordentlich verschieden sind: so viel Tierformen, so viel besondere Baupläne, oder wenigstens so viele Modifikationen in der Ausführung gewisser überall wiederkehrender allgemeiner Bauregeln mufs es geben. Eine einzige Veränderung ist den Eiern aller Tiere gemein, bei allen im wesentlichen identisch: es ist dies die erste, die Zerklüftung der Dottermasse in elementare Bausteine, die Embryonalzellen. Schon der nächste Schritt in der Entwickelung, die vorläufige Anordnung, Verteilung und Verbindung dieser Bausteine, mufs verschieden sein, je nachdem dieselben ohne weiteres sämtlich zur Anlage des Embryonalkörpers von dieser oder jener Form verwendet werden, oder ein Teil derselben zur Bildung von verschiedenen Nebenapparaten dienen mufs, sei es, dafs diese zur Umgebung des Embryo mit Schutzhüllen oder zu sonst einem speziellen Zweck bestimmt sind. Ein allgemeines Prinzip sehen wir bei dieser ersten Anordnung der Embryonalzellen in seinen Grundzügen überall festgehalten, d. i. die Sonderung dieser Zellen in mehrere Schichten (die sogenannten Keimblätter), deren jede in der Herstellung einer bestimmten Klasse funktionell koordinierter Organe des Embryo ihre gesonderte Aufgabe findet. Dafs im weiteren Verlauf der Entwickelung die Form der aus den einzelnen Zellaggregaten zusammenzusetzenden Gebilde den Gang der Umgestaltungen des Eies diktiert, versteht sich von selbst; es werden aber im Verlauf unsrer Betrachtung noch andre

[1] BISCHOFF. *Entwicklungsgesch. d. Säugeth. u. des Menschen.* Leipzig 1842. — L. SCHENK, *Lehrb. d. vergleich. Embryologie d. Wirbelthiere.* Wien 1874. — E. HAECKEL, *Anthropogenie. Entwicklungsgesch. d. Menschen.* 3. Aufl. Leipzig 1877. — W. HIS, *Unsere Körperform und das physiolog. Problem ihrer Entstehung.* Leipzig 1875. — KOELLIKER, *Entwicklungsgesch. d. Menschen u. d. höheren Wirbelthiere.* 2. Aufl. Leipzig 1876—79. — FOSTER u. BALFOUR, *Grundzüge der Entwicklungsgesch. d. Thiere.* Deutsch v. KLEINENBERG. Leipzig 1876. — BALFOUR, *Hdb. d. vergl. Embryol.* Aus dem Engl. von VETTER. 2 Bde. Jena 1880/81.

Momente einleuchten, welche bestimmend auf den Entwickelungsgang einwirken. So erklärt sich z. B. manche Abweichung im Bauplan des Vogeleies von dem des Säugetiereies aus dem Umstand, daſs ersteres seinen ganzen Vorrat an Material von haus aus bei sich hat, letzteres Kommunikationsapparate aus sich schaffen muſs, durch welche es die nötige Zufuhr von der Mutter bezieht. Wir müssen es der vergleichenden Morphologie überlassen, in vollständiger Reihe die zugehörigen Entwickelungspläne zu jeder eigentümlichen Tierform, welche sie beschreibt, zu erörtern, während wir unsre Betrachtung, so weit als es möglich ist, und so weit es sich nicht um allen Tieren gemeinsame Vorgänge handelt, auf die Entwickelung des Menschen und der Säugetiere einengen. Freilich ist dies eben nicht durchweg möglich und insbesondere die menschliche Entwickelungsgeschichte noch so unvollständig und lückenhaft, daſs wir von vornherein davon absehen müssen, von ihrer Erörterung auszugehen. Die ersten Entwickelungsphasen sind noch nie am menschlichen Ei direkt beobachtet worden, die jüngsten Eier, welche durch seltene günstige Zufälle zur Anschauung gekommen sind, zeigen sämtlich bereits die Embryonalanlage bis zu gewissen Punkten gediehen. Was vorhergegangen ist, können wir nur aus der Analogie erschlieſsen, und auf dieselbe indirekte Weise müssen wir auch bis jetzt noch manche Lücke im weiteren Verlauf der Entwickelung des menschlichen Eies ergänzen. Sonst pflegte man die Entwickelungsgeschichte des Vogeleies zu Grunde zu legen, weil es bei diesem zuerst unter allen Wirbeltiereiern gelungen war, die ganze Stufenleiter der Umgestaltungen genau zu verfolgen. Jetzt steht die Entwickelungsgeschichte des Säugetiereies in gleicher Vollendung da, wie überhaupt nur wenige Tierformen noch übrig sein dürften, deren Entstehung nicht wenigstens in ihren Grundzügen erforscht wäre. Die von vornherein wahrscheinliche, übrigens aber auch direkt konstatierte Kongruenz des menschlichen Eies mit dem der Säugetiere rechtfertigt es ohne weiteres, wenn wir unsre schematische Skizze an letzterem durchführen und das menschliche Ei nur da direkt einführen, wo sicher und vollständig beobachtete Stadien seiner Entwickelung vorliegen; es wird sich dabei häufig genug Gelegenheit bieten, vergleichende Blicke in andre Provinzen des Tierreichs, besonders auf das Vogelei, zu werfen, und hier und da, sei es eine kurze Parallele zu ziehen, oder auf die bestehenden bisweilen nicht unwesentlichen Modifikationen des Entwickelungsplans verschiedener Tierarten aufmerksam zu machen.[1]

---

[1] Als Grundwerke über die Entwickelungsgesch. des Menschen und der Säugetiere vgl. V. BAER, *Entwicklungsgesch. d. Thiere.* Königsberg 1828. Bd. I; 1837. Bd. II. — BISCHOFF, *Entwicklungsgesch. d. Säugethiere u. d. Menschen.* Leipzig 1842; *Entwicklungsgesch. des Kanincheneies.* Braunschweig 1842; *des Hundeeies.* Braunschweig 1845; *des Meerschweinchens.* Gieſsen 1852; *Neue Beobacht. z. Entwickl. d. Meerschweinchens, Abhdl. d. K. Bayr. Akad. d. Wiss.* II. Cl. 1866. Bd. X Abth. 1 (Rechtfertigung gegen REICHERT, *Beitr. zur Entwickl. d. Meerschweinchens.* Berlin 1862); *Entwicklungsgesch. des Rehes.* Gieſsen 1854. — REMAK, *Unters. über d. Entwickl. d. Wirbelthiere.* Berlin 1855. — KOELLIKER, *Entwicklungsgesch. d. Menschen u. d. höheren Wirbelthiere.* 2. Aufl. Leipzig 1876—79. — BALFOUR, *Hdb. d. vergl. Embryologie.* Aus d. Engl. von VETTER. 2 Bde. Jena 1880—81.

VORBEREITENDE VERÄNDERUNGEN DES EIES.

§ 182.

Der Furchungsprozeſs. Die zur Embryonalbildung bestimmte ursprüngliche Dottermasse ist eine Flüssigkeit und als solche begreiflicherweise nicht unmittelbar zur Herstellung der gröberen und elementaren Formbestandteile des Embryo verwendbar; es kam daher zunächst darauf an, dieses rohe flüssige Material bildsam zu machen. Dies wird erreicht durch die sogenannte Furchung, deren Resultat die Zerklüftung des Dotters in eine beträchtliche Anzahl selbständiger Zellen ist; die so geschaffenen Furchungszellen sind die Bausteine, welche ebensowohl in jeder möglichen Ordnung zu Gebilden von jeder möglichen Form aggregiert werden, als sich selbst durch Wachstum und weitere Differenzierung zu jedem überhaupt aus Zellen hervorgehenden tierischen Gewebselement umgestalten können. Seinem Wesen nach ist der Furchungsprozeſs ein fortgesetzter Zellteilungsprozeſs, indem zunächst die ursprüngliche Gesamtdottermasse sich als einfache Zelle um einen in ihr entstandenen Kern konstituiert, diese primäre Zelle durch Teilung in zwei sekundäre, von diesen wieder jede in zwei tertiäre Zellen zerfällt u. s. f., bis durch die mit dem Exponenten 2 fortschreitende Teilung eine solche Anzahl von Elementen geschaffen ist, welche zur Herstellung der ersten, je nach dem Bildungsplan verschiedenen Uranlagen genügt. Der Furchungsprozeſs ist, wie schon die Allgemeinheit seiner Bedingungen und seines Zwecks erraten läſst, Gemeingut aller tierischen Eier; überall wird durch ihn aus der ursprünglich einfachen Bildungssubstanz mittels Zerklüftung ein Haufen von Zellen geschaffen.

Als erste einleitende Veränderung des Eies bezeichnet man das Schwinden des Keimbläschens. Dieser viel umstrittene Vorgang läuft vor der Befruchtung im Graafschen Follikel ab und bezeichnet also die letzte Entwickelungsstufe des mütterlichen Keims, das höchste Reifestadium des Eies. Von Purkinje, dem sich K. E. v. Baer auf das engste anschloſs, zuerst der Forschung unterbreitet, hat man schon frühe Bedenken darüber gehegt, ob das von ihnen beiden behauptete Verschwinden des Keimbläschens auf einen gänzlichen Untergang desselben bezogen werden dürfe. Sehr bald sehen wir daher auch der ursprünglichen ältesten Lehre zwei andre Anschauungen entgegengestellt, deren eine sich für den Fortbestand des ganzen Keimbläschens, deren andre sich für die Erhaltung eines seiner geformten Elemente, des Keimflecks, ausspricht, und schlieſslich hat eine erneute, mit besseren Hilfsmitteln und an

besonders günstigen Objekten unternommene Revision der dem Befruchtungsakt nächstvorangehenden und folgenden Veränderungen des tierischen Eies zu der Erkenntnis geführt, daſs keine der vorgenannten drei Ansichten aufrecht erhalten werden kann, sondern daſs das Keimbläschen zwar als morphologisches Gebilde untergeht, die Substanz desselben aber nur zum Teil durch Ausstoſsung aus dem Dotter und Umbildung in die sogenannten Richtungsbläschen für die weiteren Entwickelungsprozesse des Eies wertlos wird, zum Teil dagegen an einem peripher gelegenen Punkt der Dotterperipherie in Gestalt eines hellen homogenen Körpers, des schon früher erwähnten HERTWIGschen Eikerns (weiblichen Vorkerns ED. VAN BENEDENS), zurückbleibt.[1] In welche Beziehung derselbe zu dem nach der Besamung entstehenden Spermakern tritt, ist schon bei einer andren Gelegenheit besprochen worden, an dieser Stelle mag nur noch die Bemerkung Platz finden, daſs den Anstoſs zu der eben vorgetragenen Auffassung die Arbeiten BÜTSCHLIS und AUERBACHS[2] gegeben haben, durch welche zum erstenmal an befruchteten Nematodeneiern auf das Vorhandensein zweier an den gegenüberliegenden Eipolen auftretender heller Flecke aufmerksam gemacht und die nach gegenseitiger Annäherung erfolgende Verschmelzung beider zum Kerne der ersten Furchungskugel auf das genaueste beschrieben wurde.

Es ist nicht ohne Interesse, die Frage nach dem Verhalten des Keimbläschens im reifen Ei litterar-historisch zu verfolgen und so die Quellen kennen zu lernen, aus welchen die oben gegebene kurze Zusammenfassung geschöpft ist. PURKINJE und v. BAER, bei welchen sich die ersten hierher gehörigen Meinungsäuſserungen finden, erschlossen den Untergang des Keimbläschens daraus, daſs dasselbe weder durch Kompression des isolierten aus dem GRAAFschen Follikel ausgestoſsenen Eies noch beim Zersprengen der *zona pellucida* in dem allmählich ausflieſsenden Dotter zur Anschauung zu bringen wäre, Untersuchungsmethoden, bei welchen es allerdings sehr leicht zu einer Zerstörung des weichen membranlosen HERTWIGschen Eikerns kommen konnte. Indessen hat selbst das feinere Präparationsverfahren, welches von ÖLLACHER und GOETTE in Gebrauch gezogen wurde, Erhärtung der Eier mit nachträglicher Zerlegung derselben in dünne durchsichtige Scheiben, keinerlei Aufschluſs über die Anwesenheit eines besonderen Kerns im reifen Ei gewährt, sondern zu ganz negativen Resultaten geführt und daher auch die beiden letztgenannten Embryologen dazu bestimmt der Anschauung ihrer Vorgänger beizutreten. Endlich liegen noch mehrfache Angaben über das gänzliche Schwinden des Keimbläschens vor, welche sich auf direkte Beobachtungen unversehrter frischer Tiereier stützen. Dahin gehören die Mitteilungen KLEINENBERGS über das Ei von Hydra, KOWALEWSKYS über dasjenige von Beroë, METSCHNIKOFFS über die Eier von Medusen und Siphonophoren, ferner REICHERTS Mitteilungen über das Ei von *Strongylus auricularis*, LOVÉNS und FLEMMINGS

---

[1] Vgl. O. HERTWIG, *Morphol. Jahrb.* 1877. Bd. III. p. 271 (273). — ED. v. BENEDEN, *Recherches sur la maturation de l'oeuf, la fécondation et la division cellulaire.* Paris, Gand u. Leipzig 1883. p. 603.

[2] BÜTSCHLI, *Nova acta Leopold. Carol.* 1873. Bd. XXXVI. — AUERBACH, *Amtl. Ber. d. Versamml. deutscher Aerzte u. Naturforscher zu Breslau.* 1874, u. *Organologische Studien.* Breslau 1874. Heft 2. p. 202 u. fg. (p. 214.)

über die Eier von Mollusken, KROHNS, LEYDIGS und v. WITTICHS über die Eier von Ascidien und Arthropoden, schliefslich diejenigen ED. VAN BENEDENS über das Kaninchenei.[1]

Sehen wir uns nun ferner auch unter den Forschern um, welche der zweiten oben erwähnten Meinungsrichtung huldigen und das Keimbläschen im reifen Ei persistieren lassen, so begegnet uns da, wenn wir die offenbar irrigen Behauptungen M. BARRYS bei Seite lassen, in erster Reihe J. MUELLER. Die Beobachtung, auf welche er sich stützt, betrifft *Entochonca mirabilis*, und vindiziert dem reifen Ei dieses Tiers ein Keimbläschen, welches sich bei der Dotterfurchung teilt und mithin gleichzeitig die Bedeutung eines Furchungskerns hat. Auffälligerweise fehlen aber diesem Keimbläschen nach J. MUELLERS eigner Schilderung die sonstigen Attribute eines solchen, vor allem die Hüllmembran und der Keimfleck; man kann sich daher der Vermutung kaum erwehren, dafs das von ihm wahrgenommene ganz homogen erscheinende Kerngebilde nichts Andres als das von HERTWIG als Eikern bezeichnete Formelement gewesen ist. Inwieweit diese Deutung berechtigt ist, und inwiefern dieselbe auf die entsprechenden Angaben LEYDIGS, GEGENBAURS, FOLS, u. a. pafst, welche bei sehr verschiedenen Tierarten homogene Vakuolen ohne Keimfleck im reifen Ei angetroffen und als Keimbläschen angesehen haben, läfst sich allerdings nur durch direkte Kontrolluntersuchungen entscheiden, und das gleiche gilt denn auch für die Beurteilung der spärlichen Fälle, in welchen KOELLIKER, GEGENBAUR, HAECKEL und ED. VAN BENEDEN das erhalten gebliebene Keimbläschen des reifen Eies noch im Besitze seines Keimflecks vorgefunden haben wollen.[2]

Was nun endlich die dritte Klasse von Forschern[3] anbelangt, nach welchen ein bestimmter Formbestandteil des Keimbläschens, der Keimfleck, Bestand haben und zum Kern der ersten Furchungskugel werden soll, so ist zu betonen, dafs diese Ansicht meist nur vermutungsweise und sowohl von BISCHOFF als auch von O. HERTWIG[4], welche dieselbe anfänglich teilten, als unhaltbar anerkannt worden ist.

Ist nun der genetische Zusammenhang zwischen Keimbläschen, Eikern und Kern der ersten Furchungskugel als eine gesicherte Thatsache zu betrachten, welche für sehr verschiedene Tierklassen bereits unmittelbar konstatiert worden ist und deshalb höchst wahrscheinlich für das ganze Tierreich und den Menschen Gültigkeit besitzt, so folgt, dafs das reife unbefruchtete Ei zu keiner Zeit eine kernlose Protoplasmamasse, also eine organische Einheit von dem Werte einer HAECKELschen Cytode repräsentiert, sondern dafs jederzeit

---

[1] PURKINJE, *Symbolae ad ovi avium historiam ante incubationem.* Lipsiae 1830. — K. E. v. BAER, *Unters. üb. die Entwicklungsgesch. d. Fische.* 1835. p. 4 u. 9; *Üb. die Entwicklungsgesch. d. Thiere.* Königsberg 1837. Bd. II. p. 27 u. 157. — ÖLLACHER, *Arch. f. mikroskop. Anat.* 1872. Bd. VIII. p. 1. — GOETTE, *Entwicklungsgesch. d. Unke.* Leipzig 1875. — KLEINENBERG, *Hydra.* Leipzig 1872. — KOWALEWSKY, *Entwicklungsgesch. d. Rippenquallen.* St. Petersburg 1866. — METSCHNIKOFF, *Ztschr. f. wiss. Zool.* 1874. Bd. XXIV. p. 15. — REICHERT, *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1846. p. 201. — LOVÉN, ebenda. 1848. p. 531. — FLEMMING, *Arch. f. mikroskop. Anat.* 1874. Bd. X. p. 257. — KROHN, *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1852. p. 313. — LEYDIG, *Ztschr. f. wiss. Zool.* 1850. Bd. II. p. 340. — v. WITTICH, *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1849. p. 122. — ED. v. BENEDEN, *La maturation de l'oeuf, la fécondation* etc. Bruxelles 1875. p. 8.

[2] M. BARRY, *Philosoph. Transactions.* 1839. Part. I. p. 320. — J. MUELLER, *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1852. p. 11 u. 19. — LEYDIG, *Ztschr. f. wiss. Zool.* 1855. Bd. VI. p. 28, 102, 203. — GEGENBAUR, KOELLIKER, HAECKEL, cit. nach O. HERTWIG, *Morphol. Jahrb.* 1876. Bd. I. p. 365. — FOL, *Jenaische Ztschr. f. Med. u. Naturwiss.* 1873. Bd. VII. p. 474. — ED. v. BENEDEN, *Recherches sur la composition et la signification de l'oeuf.* Bruxelles 1870. p. 239 u. fg.

[3] DERBÈS, *Annales des sciences nat.* Zoolog. 1847. T. VIII. p. 83. — LEYDIG, *Ztschr. f. wiss. Zool.* 1849. Bd. I. p. 125.

[4] Vgl. BISCHOFF, *Entwicklungsgesch. d. Kanincheneies.* Braunschweig 1842; *Entwicklungsgesch. d. Hundeeies.* Braunschweig 1845, u. *Entwicklungsgesch. d. Meerschweinchenseies.* 1852. p. 20. — HERTWIG, *Morphol. Jahrb.* 1876. Bd. I. p. 378, u. 1877. Bd. III. p. 272.

bei den holoblastischen Eiern der gesamte Inhalt derselben, bei den meroblastischen der Bildungsdotter die Bedeutung einer Zelle hat. Das weitere Schicksal derselben ist verschieden, je nachdem eine Befruchtung stattfindet oder nicht. Ist letzteres der Fall, so geht das Ei über kurz oder lang zu Grunde, wobei übrigens nicht ausgeschlossen ist, daſs sein zelliger Inhalt zuvor noch durch Teilung eine Vervielfältigung erleiden kann[1]; nur in ersterem Falle aber gewinnt dieser Wachstumsprozeſs den Umfang und die Bedeutung, um zur Anlage und Ausbildung eines neuen Individuums zu dienen, und führt dann seit seiner Entdeckung am Froschei durch Prévost und Dumas[2] den Namen des Furchungsprozesses.[3] Am Säugetierei hat Bischoff denselben zuerst durch alle seine Stadien verfolgt, wir wählen das Hundeei als Beispiel zur Erläuterung seiner Erscheinungen unter Beifügung der Bischoffschen trefflichen Abbildungen. Nach vollendeter Befruchtung schrumpft der Dotter, welcher bis dahin die ganze Zonahöhle gleichmäſsig ausfüllte, etwas zusammen, so daſs zwischen ihm und dem inneren Kontur der Zona ein freier Raum entsteht, während im Zentrum der Dotterkugel ein helles sphärisches Körperchen entweder unmittelbar sichtbar wird oder bei Anwendung von Kompression zum Vorschein kommt (I). Wasserzusatz expandiert den verdichteten Dotter so, daſs er wieder die ganze Zonahöhle ausfüllt. Die auf diese Weise um das zentrale Körperchen konzentrierte Dotterkugel stellt die erste Furchungskugel oder Furchungszelle, jenes zentrale Körperchen den ersten Furchungskern dar. Kurze Zeit darauf findet man diese Dotterkugel durch eine Furche in zwei vollständig voneinander getrennte, aber aneinander liegende Kugeln geteilt, von denen wiederum jede im Inneren ein eben solches helles Körperchen zeigt. Die erste Furchungszelle hat sich in zwei Furchungszellen von gleicher Beschaffenheit, wie die Mutterkugel, zerklüftet (II). Im folgenden Stadium hat sich jede dieser zwei Furchungskugeln

---

[1] Vgl. Leuckart, R. Wagners *Hdwrtb.* Art. *Zeugung.* Bd. IV. p. 958. — Hensen, *Ctrbl. f. d. med. Wiss.* 1869. p. 403, u. *Ztschr. f. Anat. u. Entwicklungsgesch.* 1876. Bd. I. p. 227. — Öllacher, *Ztschr. f. wiss. Zool.* 1872. Bd. XXII. p. 181.

[2] Prévost et Dumas, *Annales des sciences naturelles* 1824. I. Série. T. II. p. 110.

[3] Obwohl die Beobachtungen von Prévost u. Dumas durch Rusconi sehr bald bestätigt und erweitert wurden, wurde anfangs noch wenig Wert auf dieselben gelegt. Der erste, welcher die Wichtigkeit des Furchungsprozesses betonte, war J. Mueller (*Hdb. d. Physiol.* Coblenz 1840. Bd. II. p. 662), und seitdem ist dieser Vorgang als wesentlicher allgemeiner Entwickelungsakt durch zahlreiche Forschungen erwiesen und seiner Natur nach genauer erforscht worden. Die wichtigsten Arbeiten über den Furchungsprozeſs sind folgende:

v. Baer, *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1834. p. 480. — Bischoff, *Entwickl. d. Kanincheneies.* Braunschweig 1842. p. 61. — Bergmann, *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1841. p. 89. — Bagge, *De evolutione Strongyli auric. et Ascar. acum.* Dissert. Erlangen 1841. — Vogt, *Unters. über die Entwickl. d. Geburtshelferkröte.* Solothurn 1842. — Rathke, Frorieps *Notizen.* 1842. No. 517. — Koelliker, *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1843. p. 68; *Entwicklungsgesch. d. Cephalopoden.* Zürich 1844. — Reichert, *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1841. p. 523; 1846. p. 196; 1861. p. 133. — Coste, *Histoire gén. et part. du développement des corps organisés.* Paris 1847—59. — v. Wittich, *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1849. p. 111. — Remak, ebenda. 1851. p. 495; 1852. p. 47, u. *Unters. über d. Entwickl. d. Wirbelthiere.* Berlin 1855. p. 126 u. 164. — M. Schultze, *Observ. nonnullae de ovor. ramar. segmentat.* Progr. Bonn 1863. — Koelliker, *Entwicklungsgesch. d. Menschen u. d. höheren Wirbelthiere.* 2. Aufl. Leipzig 1876—79. p. 52 u. fg. — Balfour, *Hdb. d. vergl. Embryol.* Aus d. Engl. von Vetter. Jena 1880/81. 2 Bde. Bd. 1. p. 84 u. fg. Von einer speziellen Aufführung der Litteratur über den Furchungsprozeſs bei einzelnen Tieren müssen wir absehen.

abermals in je zwei gesondert, so daſs vier, entweder nebeneinander gelagert (III), oder eine über den drei andern, in der Mitte der Zonahöhle sich vorfinden. Durch weitere Teilung mit dem Exponent 2 entstehen zunächst 8, dann 16, dann 32, dann 64 Furchungskugeln, welche zu einem himbeerförmigen Körper aggregiert sind (IV). Zuweilen findet man Eier mit ungeraden Zahlen von Furchungskugeln; das sind solche, an welchen entweder ein Furchungsakt noch nicht vollständig beendigt ist oder ein neuer eben begonnen hat, so daſs entweder einzelnen Furchungskugeln noch die Teilung bevorsteht, welche sich an den übrigen schon vollzogen hat, oder daſs einzelne von ihnen bereits das nächstfolgende Teilungsstadium durchgemacht haben. Welche der beiden Möglichkeiten vorliegt, ergibt sich aus der relativen Gröſse oder Kleinheit in dem einen Falle der in dem Zerklüftungsprozeſs zurückgebliebenen, im andren Falle der in demselben vorausgeeilten Furchungskugeln. Nie teilt sich eine Kugel in drei neue. Die kleinsten Furchungskugeln zeigen noch immer dieselbe Zusammensetzung, wie die erste, aus der ganzen Dottermasse zusammengesetzte; jede besteht aus einem sphärischen Ballen der körnigen Dotteremulsion, und einem lichten sphärischen Körperchen im Zentrum; die Körnchen ragen über den Randkontur der Kugeln hervor, wie Fig. V lehrt, in welcher die aus der gesprengten Zona austretenden Furchungskugeln isoliert zu sehen sind. Eine membranöse äuſsere Hülle um dieselben oder nur eine besondere Verdichtung der peripherischen Schicht, ist weder direkt zu sehen noch irgendwie nachzuweisen; ihre Nichtexistenz geht daraus hervor, daſs bei Anwendung von Druck oder Wasserzusatz die Dotterkörnchen allmählich auseinanderweichen und sich zerstreuen, ohne daſs man das Bersten einer Membran oder eine nach der Entleerung zurückbleibende Hülle wahrnimmt. In den ersten Stadien der Furchung sieht man häufig in dem zwischen den Dotterkugeln und der Zona gebliebenen freien Raume kleine sphärische, hyaline Körperchen (*c*, II), die bereits (o. p. 616) erwähnten Polzellen oder Richtungskörperchen (*corps directeurs* oder *polaires*).

Fig. 215.

I

II

c c

III

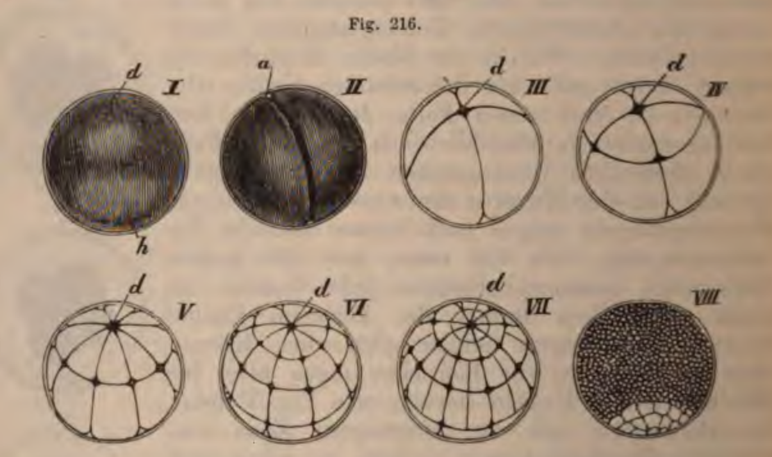
IV

V

Da es bei Säugetieren immer nur möglich ist, bestimmte Phasen des Furchungsprozesses, in denen man das Ei bei seiner

Auffindung im Eileiter des getöteten Tiers gerade überrascht, zu sehen, nicht aber den Prozeſs selbst, den Akt der Teilung, direkt zu beobachten, so lassen wir die Beschreibung dieses Vorgangs beim Froschei folgen, bei welchem er mit Bequemlichkeit Schritt für Schritt von Anfang bis zu Ende verfolgt werden kann, bei welchem daher über gewisse wichtige Einzelheiten genauere Auskunft zu erwarten ist.[1] Das reife Froschei (Fig 216 I) bildet eine vollkommene Kugel, an welcher man mit bloſsem Auge eine gröſsere dunkel gefärbte (*d*) und eine kleinere heller gefärbte (*h*) Hälfte unterscheidet. Anfangs füllt der Dotter die ihn umhüllende Membran allseitig aus. Sobald jedoch die Furchung beginnt, zieht er sich am Pol der dunklen Eihälfte ein wenig von der Dotterhaut

Fig. 216.



zurück und erhält daselbst eine Furche, welche, nach zwei entgegengesetzten Enden fortschreitend, endlich am hellen Pol ihre beiden Arme vereinigt und so den Dotter in zwei symmetrische Hälften zerlegt, während sie selbst immer tiefer wird und endlich durchschneidet. Diese erste Furche steht vertikal und führt den Namen der ersten Meridianfurche. Bei ihrer Bildung fällt auf, daſs dieselbe mit auſserordentlicher Schnelle am dunklen Pol vor sich geht, sehr langsam dagegen in der unteren Hälfte des Eies bis zum hellen Pole vorschreitet, eine Eigentümlichkeit, welche übrigens nicht nur dem ersten Zerklüftungsprozesse des Dotters, sondern auch allen weiter folgenden zukommt, insofern überhaupt sämtliche Einschnürungen am dunklen Eipol mit groſser Geschwindigkeit ablaufen, am hellen dagegen später eintreten und sich langsamer vollenden. Die Dotterhaut nimmt keinen Anteil an dieser Einschnürung, sondern geht glatt gespannt über die Furche weg, wie bei *a* II im

[1] Vgl. ECKER, *Icon. physiolog.* Taf. XXIII. Fig. 1—15, nach dessen Darstellung die bekannten Wachspräparate von Dr. ZIEGLER in Freiburg angefertigt sind.

zu sehen ist; der daselbst gebildete leere Raum ist es, in
em nach NEWPORT und BISCHOFF die eingedrungenen Sperma-
en unter günstigen Umständen wahrzunehmen sind. Etwa
Stunde später ist der zweite Akt vollendet, es hat sich, eben-
om dunklen Pol *d* III aus nach beiden Seiten unter rechtem
el mit der ersten fortschreitend, eine zweite vertikale
lianfurche gebildet, so daſs nun der Dotter in vier gleiche
segmente geteilt ist. Hierauf entsteht (IV) eine horizontale
torialfurche, welche jedoch dem dunklen Pol *d* weit näher
m hellen liegt; dieselbe entwickelt sich nicht von einer ein-
Stelle aus, sondern gleichzeitig an allen vier Kreuzungsstellen
n Meridianen, von deren jeder sie nach beiden Seiten hin
reitet, bis sich die einzelnen Arme auf halbem Wege zwischen
ei Meridianen begegnen. So wird der Dotter in 8 unterein-
aber nicht völlig gleiche Segmente zerklüftet. Im folgenden
m, V, haben sich zwei neue Meridianfurchen, beide vom
n Pol aus wie die früheren fortschreitend, gebildet und den
in 16 Segmente geteilt; im folgenden Stadium, VI, sind
zwei Parallelkreise, einer oberhalb, einer unterhalb des Äqua-
ener etwas früher als dieser, entstanden, so daſs nun 32 Ab-
e vorhanden sind. Die folgende Teilung, welche den Dotter
Segemente teilt, geht so vor sich, daſs die den Polen zunächst
len Felder durch Parallelkreise, die dem Äquator zunächst
len in der Richtung der Meridiane halbiert werden, wie die
n Linien in VII andeuten. Von hier an sind die einzelnen
der Zerklüftung nicht mehr so speziell zu verfolgen; die
Hälfte eilt der hellen immer etwas voraus, und da der Äqua-
m dunklen Pol näher liegt, findet man auf der hellen Hälfte
rchungskugeln etwas gröſser, als gleichzeitig an der dunklen
, wie VIII zeigt.

Bei der Entstehung der Furchen, besonders der ersten, zeigt sich am
i eine eigentümliche, zuerst von PRÉVOST und DUMAS beobachtete,
besonders von REICHERT und von M. SCHULTZE studierte, von REICHERT
n Namen des „Faltenkranzes" bezeichnete Erscheinung. Es treten,
d die Furche von ihrem Ausgangspunkt fortschreitet, an ihren beider-
Rändern kurze, mehr oder weniger tiefe, rechtwinkelig zu ihr gestellte
itte auf, welche beiderseits in die Dottersubstanz verlaufen, mit
eiterschreiten der Furche ineinanderflieſsen, sich mehr und mehr ver-
und endlich verschwinden. Dieselben gleichen allerdings Falten, welche
r äuſseren membranösen Hülle des Dotters durch die mit der Furchen-
verbundenen Einschnürungen hervorgebracht sind; nichtsdestoweniger
wir es als eine offene Frage bezeichnen, ob REICHERT im Recht war,
ausreichende Beweise für das Vorhandensein einer solchen Membran
ben. Denn auch die Möglichkeit bleibt noch zu erwägen, daſs jene
nten Falten nur örtliche Einziehungen der protoplasmatischen Dotter-
rstellen, hervorgebracht durch die nämlichen inneren Bewegungen, die
tionen der Dottersubstanz, auf deren Bestehen auch der eigentliche
ngsprozeſs beruht. Immerhin hat jedoch REICHERTS Auffassung einen
n Anspruch auf Beachtung gewonnen, seit SELENKA für das Ei von

Toxopneustes variegatus, Ed. van Beneden[1] sowohl bezüglich des Kanincheneies als auch bezüglich der Eier von *Ascaris megalocephala* sich für das Vorhandensein einer deutlichen, gut isolierbaren, den ungefurchten Dotter umschliefsenden und aus der Dotterrinde selbst hervorgegangenen eigentlichen Dottermembran (*couche périvitelline*) ausgesprochen haben. Ganz sicher membranlos sind dagegen die einzelnen Furchungskugeln, so bestimmt von Reichert, Remak u. a. auch das Gegenteil behauptet worden ist. Untersucht man solche aus späteren Stadien mit stärkeren Vergröfserungen, I, Fig. 217, so überzeugt man sich, dafs jede aus einem Häufchen derselben Emulsion, wie der ursprüngliche Dotter, und einem zentralen lichten, undeutlich durchschimmernden sphärischen Körperchen *a* besteht. Der Kontur wird allein von den unregelmäfsig vorspringenden Dotterplättchen und ihrer zähen hyalinen Zwischensubstanz gebildet; letztere ragt nicht selten, besonders nach Wasserzusatz, in Form halbkugeliger hyaliner Vorsprünge oder ausgebreiteter Säume vor, *b*. Diese Vorsprünge lösen sich zuweilen als freie Tropfen ab, ohne dafs die geringste Spur von dem Zerreifsen einer Membran wahrzunehmen wäre. II stellt eine längliche, in der Weiterteilung begriffene Furchungskugel dar, in welcher bereits die zwei neuen Kerne ihrer Tochterkugeln zu sehen sind.

Fig. 217.



Die beiden angeführten Beispiele mögen als Unterlage für das Verständnis des Furchungsprozesses genügen; im wesentlichen sind die Erscheinungen überall dieselben. Man kennt zwei Arten der Furchung: die **totale**, bei welcher, wie in den vorhin erörterten Beispielen, die ganze Dottermasse sich zerklüftet, und die **partielle**, bei welcher nur ein Teil des Eizelleninhalts von dem Zerspaltungsprozesse betroffen wird. Letztere findet sich unter den Wirbeltieren in den Eiern der Vögel, der beschuppten Amphibien und Knochenfische und hat Veranlassung gegeben, den sich furchenden Dotterabschnitt auch sprachlich als **Bildungsdotter** von dem übrigen, lediglich zur Ernährung des Embryo dienenden Dotterteil, dem **Nahrungsdotter**, zu unterscheiden (s. o. p. 489). Über den Hergang der Furchung am Vogelei liegen mehrfache Beobachtungen vor. Nach Coste, dessen Angaben durch Koelliker[2] im ganzen bestätigt worden sind, entsteht auf der Keimscheibe der Hühnereier zuerst eine diametral verlaufende von der Mitte aus sich bildende Furche, sodann eine rechtwinkelig mit dieser sich kreuzende, dann noch zwei neue Diametralfurchen, welche die von den beiden ersten abgegrenzten Quadranten halbieren und die Keimscheibe mithin in 8 kongruente Segmente zerlegen. Der gemeinsame Schnittpunkt aller vier Furchen fällt den Abbildungen Costes gemäfs in das Zentrum der Keimscheibe; ob dieses Verhalten die Regel bildet, kann indessen fraglich erscheinen, da Koelliker das einzige mal, in welchem ihm das zweite Furchungsstadium überhaupt zu Gesicht

---

[1] Selenka, *Zoolog. Studien*. I. Leipzig 1878. — Ed. v. Beneden, *Arch. de biologie*. 1880. Vol. I. p. 1 (3); *Recherches sur la maturation de l'oeuf, la fécondation et la division cellulaire*. Paris, Gand u. Leipzig 1883. p. 316, 453, 483, 612.

[2] Koelliker, *Entwicklungsgesch. d. Menschen u. d. höheren Wirbelthiere*. 2. Aufl. Leipzig 1876—79. p. 69 u. fg.

m, die Kreuzungsstelle der Furchen exzentrisch zur Keimscheiben-
tte gelegen traf. Die weitere Zerklüftung beginnt mit einer Ab-
nürung der Spitzen dieser Segmente zu polygonal aneinander ab-
platteten Furchungskugeln, und so geht es mit Teilung der
gmente in radialer Richtung und Abschnürung der Spitzen fort,
die ganze von oben her betrachtete Keimscheibe in äufserst zahl-
che kleine runde Furchungskugeln zerlegt erscheint. Wie tief
se Zerklüftung hinabreicht, ob mit einem Worte eine Durch-
rchung der ganzen Keimscheibe stattfindet, ist von Coste nicht
tersucht worden; nach Koelliker, welcher aufser dem Flächen-
de der gefurchten Keimscheibe auch Durchschnittsbilder derselben
Rate zog, verläuft der Furchungsprozefs anfänglich nur in der
ersten Lage der Cicatricula und ergreift erst in einem vorgerück-
en Stadium auch die in der Mitte derselben gelegene tiefste
hicht des Bildungsdotters; dafs sich schliefslich auch die wurzel-
igen Fortsätze, mit welchen Waldeyer das Protoplasma der
eimscheibe in den Nahrungsdotter hinabreichen läfst (s. o. p. 488),
ran beteiligen werden, ist mit Wahrscheinlichkeit anzunehmen.

Es würde uns zu weit führen, den Verlauf der partiellen
rchung im Ei von Reptilien und Fischen an besonderen Beispie-
zu schildern, zumal derselbe demjenigen der Vogeleier in allen
sentlichen Punkten gleicht. Dagegen empfiehlt es sich, noch
en kurzen Blick auf die Eier wirbelloser Tiere zu werfen, unter
en nach Koellikers Beobachtungen namentlich die Cephalopo-
durch einen eigentümlichen Typus partieller Furchung ausge-
chnet sind. Hier furcht sich nur eine kleine Partie am spitzen
l der ovalen Eier, und zwar bestand das erste von Koelliker
ehene Stadium darin, dafs an dieser Stelle zwei niedrige durch
e kurze seichte Furche getrennte Hügel über die Dotterfläche
vorragten, deren jeder einen in feinkörnige Masse eingebetteten
rn enthielt und nach aufsen ohne scharfe Grenze in die übrige
ttermasse überging. Jeder dieser Hügel spaltete sich alsdann
ch vorausgegangener Kernteilung in zwei, worauf die so entstan-
nen vier Furchungssegmente in acht zerfielen, um sich von nun
wie beim Vogelei durch Abschnürung ihrer zusammenstofsenden
itzen weiter zu vervielfältigen. Gewissermafsen entspricht die
tielle Furchung dem regelmäfsigen Verhalten der Eier der pha-
ogamen Pflanzen, bei welchen sich ja auch nur ein kleiner Teil
Embryosackinhalts an dem embryonalen Zellbildungsprozesse
ekt beteiligt.

Soviel über den Furchungsprozefs im allgemeinen, die Einzel-
ten seines Hergangs und die Beschaffenheit seiner Produkte ge-
itten worden ist, und obwohl gewisse Punkte, namentlich die
age nach dem Vorkommen von Kernen in den ersten Furchungs-
geln, auch gegenwärtig wenigstens nicht für alle Fälle ihre Er-
ligung gefunden haben, so kann doch über das Wesen derselben

kein Zweifel mehr bestehen. Der Furchungsprozefs ist seinem Wesen nach ein fortgesetzter Zellteilungsprozefs, die Furchungskugeln von der ersten aus dem ganzen Dotter (oder bei partieller Furchung aus einem Teil desselben) gebildeten an bis zu den letzten kleinsten sind Zellen, welche innerhalb ihres von lebender Dottermasse gebildeten membranlosen Protoplasmaleibs einen in vielen Fällen unmittelbar nachweisbaren Kern, jenes mehrfach erwähnte zentrale lichte Körperchen, eingeschlossen enthalten. Der eifrig geführte Streit, ob die von BISCHOFF zuerst mit Entschiedenheit als hüllenlos erkannten Furchungskugeln deshalb nicht aus der Reihe echter Zellen zu streichen wären, oder ob ihnen nicht vielleicht dennoch eine besondere Hüllhaut zukäme, gehört einer vergangenen Zeit an. Die Abwesenheit einer Membran ist durch die kritischen Erörterungen namentlich von M. SCHULTZE längst kein Hindernis mehr für die Anerkennung eines organischen Elements als Zelle. Und ebenso gegenstandslos ist auch die Diskussion der Frage geworden, ob man die Kerne der embryonalen Zellen, das sind also die Furchungskerne, als solide Kugeln oder als mit Flüssigkeit gefüllte Bläschen anzusehen habe, ob sie ferner regelmäfsig mit einem Kernkörperchen versehen seien oder nicht.[1] Denn seitdem es möglich geworden ist, den Hergang der Furchung, d. i. der Zellteilung, direkt unter dem Mikroskop zu verfolgen, und seitdem an die Stelle der älteren mehr auf theoretische Mutmafsungen als auf zusammenhängende Beobachtungsreihen gestützten Anschauungen REICHERTS und KOELLIKERS die nicht mehr anfechtbare Erkenntnis des thatsächlichen getreten ist, wird das Wesen des Kerns weniger in seiner morphologischen Beschaffenheit als vielmehr in seiner physiologischen Leistungsfähigkeit ein selbständiges Attraktionszentrum zu bilden gesucht. Mit Übergehung dieser teils für immer beseitigten, teils nur rein histologische Interessen berührenden Differenzpunkte wenden wir uns daher sogleich zu der Schilderung des Teilungsvorgangs selbst, wie er uns durch die ausgezeichneten Arbeiten namentlich von AUERBACH, BÜTSCHLI und STRASBURGER[2] bei Tieren und Pflanzen erschlossen worden ist.

Die erste Veränderung der sich zur Teilung anschickenden einfachen Furchungskugel betrifft den Kern derselben, welcher sich in die Länge streckt und Spindelform annimmt, während gleichzeitig an seinen beiden zugespitzten Enden eine Aufhellung des umgebenden Dotterprotoplasmas eintritt. Weiterhin zieht sich die aus dem ursprünglich runden Furchungskern

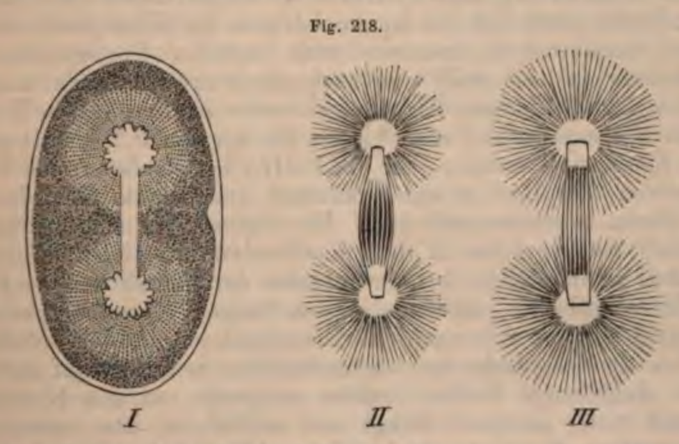
---

[1] Vgl. hierüber AUERBACH, *Organolog. Studien.* Breslau 1874. Heft 1. p. 79 u. fg.

[2] AUERBACH, *Organolog. Studien.* Breslau 1874. Heft 2. p. 217 u. fg. — STRASBURGER, *Über Zellbild. u. Zelltheil.* 2. Aufl. Jena 1876. — BÜTSCHLI, *Studien über d. ersten Entwicklungsvorg. d. Eizelle, die Zelltheil. u. Conjugation d. Infusorien.* Frankfurt a/M. 1876. (Als Abdr. aus d. Abhdl. d. SENKENBERGschen naturforsch. Ges. Bd. X.) — Vgl. ferner die kritische Besprechung der vorstehenden Arbeiten bei O. HERTWIG, *Morphol. Jahrb.* 1876. Bd. I. p. 421 u. fg.

hervorgegangene Kernspindel bei fortgesetztem Längenwachstum zu einem band- oder strangförmigen Körper aus, die lichte Partie in der Nachbarschaft der Kernpole grenzt sich in Gestalt eines durchscheinenden Hofs ab, von dessen freiem Randkontur zahlreiche helle Streifen radienartig in die umliegende Dottermasse ausstrahlen, und endlich erblickt man an Stelle des anfänglich vorhandenen runden Kerns ein stabförmiges lichtes Gebilde mit endständigen Anschwellungen, welche letzteren durch ihren Strahlenkranz das Aussehen kleiner Sonnenbilder darbieten, AUERBACHS hantelförmige Figur (Fig. 218 *I*.).[1] Soweit das Thatsächliche der AUERBACHschen Beobachtungen, deren Richtigkeit aufser Frage steht. Anders verhält es sich dagegen mit der Deutung derselben, welche durch

Fig. 218.



die weiter reichenden Ermittelungen BÜTSCHLIS und STRASBURGERS schnell überholt und beseitigt worden ist. Denn zweifelsohne ist die hantelförmige Figur im Zentrum der Furchungskugel nicht, wie AUERBACH wollte, der Ausdruck einer Kernlösung (Kariolyse), bei welcher eine Durchtränkung bestimmter Dotterpartien mit Kernsaft stattgefunden hat, und sicher dürfen auch nicht die jungen Kerne, von welchen schliefslich je einer jederseits auf der Grenze zwischen Hof und Mittelstück der hantelförmigen Figur sichtbar wird, für eine Neubildung gehalten werden, sondern jenes Mittelstück ist eben der in eigentümlicher Weise umgewandelte alte Kern selbst, die Dotterstrahlung das Zeichen einer von den Protoplasmahöfen ausgehenden Richtungskraft, und was die Entstehung der ganzen Kerne anlangt, so entwickeln sich dieselben nachweislich aus bestimmten Formbestandteilen des alten. Nicht also eine Lösung der Kernelemente, d. h. ein Schwund derselben durch Verflüssigung,

---

[1] Fig. 218 I, Copie d. Fig. 10, Taf. IV. in AUERBACHS *Organologischen Studien*. Heft 2. — Fig. II u. III entworfen nach HERTWIG, *Morphol. Jahrb.* 1876. Bd. I. Fig. 22 u. 23. Taf. XIII.

sondern eine Umlagerung derselben durch innere Bewegungsvorgänge, keine Karyolyse, sondern eine Karyokinese liefert die Vorbedingungen zur Kernteilung. Den Ausgangspunkt dieser neuen Erkenntnis bildet der von BÜTSCHLI und STRASBURGER geführte Nachweis, daſs der Zellkern, wenn er sich behufs seiner Vervielfältigung zur Spindelform ausstreckt, in eine Anzahl (12—24) feiner Fäden oder Fasern zerfällt, die Spindelfasern BÜTSCHLIS, die Kernfasern STRASBURGERS, und daſs diese letzteren, in bündelförmiger Anordnung, und von den flüssigen Bestandteilen des alten Kerns, dem Kernsafte, umhüllt die beiden endständigen Protoplasmahöfe der hantelförmigen Figur untereinander in Verbindung setzen (Fig. 218 *II.*). Ein dritter Bestandteil der Kerne, das durch seine chemische Affinität zu gewissen Farbstoffen ausgezeichnete Chromatin, hat sich bereits zuvor auf die Äquatorialebene der Kernspindel zurückgezogen[1], sondert sich indessen beim weiteren Fortschreiten der Entwickelung in zwei nach und nach auseinanderrückende und den Polen der hantelförmigen Figur zustrebende Hälften. Wie Tropfen an einem ausgespannten Faden gleiten die körnigen Chromatinmassen an den Kernfasern entlang (Fig. 217 *III.*) bis zu den freien Enden der letzteren, um dort in ein rundliches einheitliches Gebilde, den jungen Kern, zusammenzuflieſsen. Die nächste Veränderung besteht darin, daſs die bis dahin in ihrer Kontinuität unverletzt gebliebenen Kernfasern in der Mitte, d. i. im Äquator der hantelförmigen Figur, durchreiſsen und sich jederseits in den jungen Kern zurückziehen; gleichzeitig beginnt sich auch das Dotterprotoplasma der Furchungskugel von der Oberfläche her einzuschnüren; es entwickelt sich eine schmale ringförmige Grube, welche senkrecht zu den Kernfasern tiefer und tiefer einwärts dringt und endlich in der äquatorialen Trennungsebene dieser durchschneidet. Allmählich schwinden jetzt auch die letzten Spuren der hantelförmigen Figur, die den Kernen anliegenden Protoplasmahöfe samt den Sonnenbildchen der Dotterstrahlung, und schlieſslich wird die Stelle der einen Furchungskugel, an welcher die bis dahin geschilderten Vorgänge abliefen, von zwei neuen gleichbeschaffenen Elementen ausgefüllt. Was hier für die erste Furchungskugel beschrieben wurde, wiederholt sich an jeder neu entstandenen; das Ergebnis, zu welchem dieser immer wiederkehrende und an immer zahlreicher werdenden Elementen sich abspielende Prozess führt, haben wir schon kennen gelernt, ganz allgemein läſst sich aber sagen, daſs die Teilung sämtlicher Furchungskugeln jedesmal durch eine Spaltung ihrer Kerne eingeleitet wird. Auſserdem ist aber auch als nachgewiesen zu erachten, daſs der Hergang der Furchung ein vollkommenes Seitenstück in demjenigen besitzt, durch welchen die Vervielfältigung aller Arten tierischer und pflanzlicher Zellen bewirkt wird.

---

[1] FLEMMING, *Arch. f. mikrosk. Anat.* 1882. Bd. XX. p. 1.

Die Zellen des Bluts und der Bindesubstanzen, die Epithelien der Haut, die Samenzellen der verschiedensten Tierarten, die Zellen von *Spirogyra orthospira*, einer chlorophyllhaltigen Fadenalge, und von andern Pflanzen, sie alle vermehren sich unter den Erscheinungen der Karyokinese. Es mufs mithin als strenge erwiesen gelten, dafs der Furchungsprozefs nur ein spezieller Fall von Zellteilung ist, und als solchen haben wir ihn denn auch von vornherein angesprochen.

Der Ort der Furchung des Säugetiereies ist hauptsächlich der Eileiter, zum Teil auch der Uterus. Wo das Eichen die Tuba rasch durcheilt, erreicht es den Uterus schon, wenn es in den ersten Stadien der Furchung begriffen ist, während bei langsamer Wanderung durch die Tuba oder sehr schnellem Ablauf der Furchung dieselbe in dem Eileiter ziemlich oder ganz vollendet wird. So gelangt nach BISCHOFF das Meerschweinchenei bereits dann in den Uterus, wenn sein Dotter erst in 4, höchstens 8 Kugeln zerklüftet ist, während das Hundeei noch das folgende Stadium (16 Kugeln) im Eileiter erreicht, das Kaninchenei aber am Ende seiner Zerklüftung im Uterus anlangt. Es beginnt auch der Furchungsprozefs bei keinem der untersuchten Tiere im obersten Anfang der Tuben unmittelbar nach dem Eintritt des Eies, sondern erst, nachdem dieses eine kleinere oder gröfsere Strecke der Tuba unverändert durchlaufen hat, beim Kaninchen erst in der zweiten Hälfte der Tuba, beim Hunde sogar erst im letzten an den Uterus grenzenden Endstück derselben. Über die Zeit des Beginns und die Dauer der Furchung sind genaue Ermittelungen schwierig. Welche Zeit bei diesem oder jenem Säugetier zwischen dem Moment der Lösung des Eichens aus dem Follikel und der Bildung der ersten Furchungskugel verfliefst, ist nicht zu bestimmen, da keine äufsere Erscheinung den Zeitpunkt der Lösung scharf bezeichnet, und ebensowenig der Moment des ersten Anfangs der Furchung sicher zu erkennen ist, wenn es auch glückte, ein Tier zufällig gerade in diesem Moment zu töten und so das Ei gerade in diesem Zustand zu finden. Man kann daher nur von dem Zeitpunkt der Begattung aus datieren, von welcher freilich nur so viel gewifs ist, dafs sie ungefähr mit der Eilösung zusammenfällt; sind mehrere Begattungen vorhergegangen, so fehlt jeder bestimmte Ausgangspunkt. Beim Kaninchen beginnt die Furchung sicher sehr bald nach der Eilösung und wird in wenigen Tagen vollendet; das Hundeei scheint erst später sich zur Furchung anzuschicken und einen Zeitraum von wenigstens 8 Tagen zu ihrer Durchführung zu beanspruchen. BISCHOFF fand das Hundeei nie vor dem achten Tag nach der Begattung im Uterus; den bei weitem gröfsten Teil dieser Zeit bringt es im letzten Dritteil der Tuba zu, in welchem es innerhalb 24 Stunden etwa um ein Stadium des Furchungsprozesses vorzurücken scheint.

Während der Dotter sich furcht, gehen mit der äußeren Hülle des Eies einige unwesentliche Veränderungen vor sich. Die Zellen des *cumulus proligerus*, welche das Eichen bei seinem Austritt in Form des sogenannten *discus proligerus* begleiten, gehen im Eileiter allmählich zu Grunde, nachdem sie zuvor ihre spindelförmige Gestalt verloren haben und wieder rund geworden sind. Die Darstellung des Hundeeies (p. 619) gibt ein ungefähres Bild der allmählichen Reduktion des Diskus. Nach dem Untergang dieses Zellenmantels bleibt die Zona entweder nackt, oder sie umgibt sich mit den schon besprochenen accessorischen Eileiterhüllen. Bis jetzt ist unter den Säugetieren eine solche Umhüllung nur beim Kaninchenei von BISCHOFF nachgewiesen; sie erreicht daselbst aber eine so beträchtliche Mächtigkeit, daß am Ende der Furchung die aus dünnen konzentrischen Lagen zusammengesetzte Eiweißschicht nahezu denselben Durchmesser hat, wie das ganze Ei.

Noch haben wir eines höchst wunderbaren Phänomens zu gedenken, welches in äußerst seltenen Fällen bei Säugetiereiern in dieser ersten Periode ihres Entwickelungslebens beobachtet worden, aber durchaus noch nicht genügend aufgeklärt ist: es ist dies die Rotation des Dotters. BISCHOFF fand einmal im Eileiter eines kurz zuvor belegten Kaninchens 4 Eier, welche in der Bildung der ersten Furchungskugel begriffen waren, und sah bei allen vieren die Dotterkugel in der unbeweglich bleibenden Zona sich um sich selbst drehen. Später fand er in Gemeinschaft mit LEUCKART dieselbe Dotterbewegung noch einmal bei einem Meerschweinchenei. Bei den Kanincheneiern will BISCHOFF mit Bestimmtheit eine Besetzung der Dotteroberfläche mit schwingenden Flimmercilien als Ursache des Phänomens erkannt haben, während er bei jenem Meerschweinchenei wohl das Flimmern bemerkte, die Cilien aber nicht erkennen konnte. Leider sind diese beiden Beobachtungen bis jetzt die einzigen bei Säugetieren, während dagegen bei andern Wirbeltieren, besonders aber bei zahllosen Arten wirbelloser Tiere, Drehungen des Dotters auf irgend einer Entwickelungsstufe, fast durchgängig des aus dem Dotter bereits gebildeten Embryo selbst, mit Hilfe eines Flimmerüberzugs längst konstatiert sind.[1] Wir haben kein Recht, an der Richtigkeit der BISCHOFFschen Beobachtung und der bildlichen Darstellung einer solchen mit undeutlichen Spitzchen besetzten Dotterkugel zu zweifeln; jedenfalls ist es auffallend, daß BISCHOFF die Bewegung bei Kaninchen und Meerschweinchen nur in einem einzigen Fall gesehen und in den andern

---

[1] Eine Zusammenstellung der wichtigsten über Dotterrotation veröffentlichten Beobachtungen gibt BISCHOFF, *Entwicklungsgesch. d. Kanincheneies* etc. p. 58. Vgl. außerdem von neuern, KOWALEWSKY, *Entwicklungsgesch. d. Amphioxus lanceol.* 1867; *Mém. de l'acad. des sciences de St Pétersbourg.* Bd. XI. No. 4. — JOLY, (*Cpt. rend.* 1870. T. LXX. p. 873) über die Rotationen des Axolotlembryo, und SCHENK (PFLUEGERs *Arch.* 1870. Bd. III. p. 89) über diejenigen des Keims von *Rana temporaria*.

ungeachtet ihrer grofsen Zahl und der Gleichartigkeit der Beobachtungsumstände nicht einmal die Organe der Bewegung, die Cilien, wiedergefunden hat. Es sind demnach weitere Bestätigungen abzuwarten. Treffen solche ein, so ist das Hervorwachsen schwingender Cilien aus dem nackten Protoplasma als eine sehr merkwürdige Kontraktilitätsäufserung desselben anzusehen. Dafs dem Dotterprotoplasma aber Kontraktilitätsvermögen an und für sich inwohnt, lehren die von REICHERT[1] beschriebenen rhythmischen Pulsationen des Nahrungsdotters im Hechtei, ferner die von STRICKER[2] wahrgenommenen amöboiden Bewegungen des Hauptdotters im Forellenei, vor allem aber die kontraktilen Fortsätze, welche sich in manchen Tiereiern zur Zeit der Befruchtung aus dem Dotter gegen die eindringenden Spermatozoen erheben, dieselben umschliefsen und sich mit ihnen wieder in die Dottermasse zurückziehen.[3]

§ 183.*

Keimblase, Fruchthof und Keimblätter. Das durch den Furchungsprozefs geschaffene Baumaterial des Eies wird bei den Säugetieren nicht ohne weiteres zur Zusammensetzung des Embryonalkörpers verwendet, sondern zunächst in bestimmter Weise zu einer Grundlage in Gestalt einer Blase geordnet und verbunden, von welcher nur ein kleiner Teil später direkt zum Embryonalkörper ausgearbeitet, der gröfste zu accessorischen Bildungen umgewandelt wird. In dieser Blase, der Keimblase, wird ferner, bevor der Bau des Embryo selbst beginnt, das Zellenmaterial an dem hierzu vorgesehenen Bauplatz, dem Fruchthof, besonders angehäuft, und in mehrere konzentrische Schichten, die Keimblätter, gesondert, deren jede zur Herstellung einer funktionell koordinierten Klasse von Organen des Embryo bestimmt ist. Die Grundlage unsrer Kenntnisse über Hergang und Natur dieser vorbereitenden Umgestaltungen im Säugetierei bilden die klassischen Forschungen v. BAERS, REICHERTS, BISCHOFFS und REMAKS, die gegenwärtige Vollendung und Vertiefung unsres Wissens darüber schulden wir namentlich den mit so aufserordentlicher Sorgfalt durchgeführten Arbeiten ED. V. BENEDENS und HENSENS.

Das Säugetierei gelangt als ein maulbeerförmiges Aggregat von Furchungskugeln innerhalb der Zona in den Uterus, erhält aber hier sehr bald ein völlig verändertes Ansehen, welches fast genau dem eines reifen Eierstockeies vor der Furchung, aber nach dem Schwinden des Keimbläschens, gleicht. Die Furchungskugeln

---

[1] REICHERT, *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1857. p. 46.
[2] STRICKER, *Wiener Stzber.* Math.-natw. Cl. 2. Abth. 1866. Bd. LIV. p. 116.
[3] Vgl. KUPFFER u. BENECKE, *Der Vorgang der Befruchtung am Ei d. Neunaugen.* Königsberg 1878. p. 13, 16 u. 17.

scheinen sich aufgelöst zu haben, der Dotter wieder als homogene Flüssigkeit die Zonahöhle auszufüllen. Diese Auflösung der Furchungskugeln ist indessen nur scheinbar, Zusatz von Flüssigkeit zum Ei gestaltet den homogenen Dotter schnell wieder zum Furchungskugelhaufen um; das scheinbar homogene Ansehen, welches besonders auffallend beim Kaninchenei ist, rührt davon her, dafs der Furchungskugelhaufen vom Zentrum des Eies aus auseinandergetrieben, und sämtliche Furchungskugeln an die Wand der Zona gedrängt sind, wo sie, nach Art eines Epithels geordnet, untereinander und gegen die Zona so abgeplattet sind, dafs ihre noch nicht von Membranen markierten Grenzen verwischt werden. Stellt man den Fokus auf die mittlere Höhe des Eies ein, so sieht man ringsherum die wandständigen Furchungskugeln nach innen halbkugelig vorspringen; an einer Stelle, welche daher dunkler und undurchsichtiger sich ausnimmt, gewahrt man ein Häufchen unveränderter Furchungskugeln (den Dotterrest Bischoffs, den Keimhügel Hensens). Ein Durchschnitt des Kanincheneies in einer Meridianebene, welche durch jenes Häufchen unveränderter Furchungskugeln gelegt würde, gäbe demnach eine Ansicht, wie in vorstehender schematischer Abbildung (*Z* Zona, *E* Eiweifsumhüllung, *K* wandständige Furchungskugeln, *F* Haufen unveränderter Furchungskugeln). Ganz ähnlich fand Bischoff das Verhalten des Hundeeies. Auch in diesem begeben sich nach der Ankunft im Uterus die vorher zu einem Haufen zusammengedrängten Furchungskugeln nach der Peripherie und ordnen sich hier zu einer der Zona konzentrischen Schicht, in welcher die einzelnen Furchungskugeln nur dadurch noch unterscheidbar sind, dafs je eine derselben durch ein lichtes, von zwei bis drei Ringen glänzender Dotterkörnchen umgebenes Zentrum markiert wird. Die dunkeln kleinsten Furchungskugeln erleiden offenbar während der in Rede stehenden wandständigen Anordnung eine Expansion, in deren Folge die ursprünglich dicht gedrängten Dotterkörnchen auseinanderrücken und in konzentrischen Kreisen den hervortretenden Kern umgeben; Zusatz von Wasser kondensiert auch hier wieder den Dotter. An einer Stelle zeigt sich beim Hundeei ebenfalls ein Haufen unveränderter Furchungskugeln. Beim Ei des Meerschweinchens und des Rehs liefs Bischoff die aus dem Furchungsprozefs hervorgegangenen Dotterkugeln einer wirklichen Auflösung unterliegen, unter Verlust ihrer Kerne wieder zu einer homogenen die Zonahöhle ausfüllenden

Fig. 219.



Flüssigkeit zusammenschmelzen, die später nachweisbare, gerade so wie beim Kaninchen und Hunde aus polygonalen untereinanderverkitteten Zellen zusammengesetzte Keimblase mithin aus einer formlosen Masse durch freie Zellbildung entstehen. Erst HENSEN[1] ist es gelungen, auch an gefurchten Meerscheincheneiern, welche sich in dem von BISCHOFF geschilderten Stadium der Homogeneität befanden, die zelluläre Struktur durch geeignete Erhärtungsmethoden nachzuweisen und damit jedem Zweifel an der vollständigen Übereinstimmung der ersten Entwickelungsvorgänge für alle hier erwähnten Eiarten vorzubeugen.

Das weitere Verhalten des Säugetiereies ist folgendes. Bei Kanincheneiern, welche wenige Stunden älter als die zuletzt beschriebenen sind, erscheint die Dotteroberfläche nicht mehr homogen, sondern sie zeigt eine deutliche Mosaik fünf- und sechseckiger, fest verbundener, gegeneinander abgeplatteter, ringsum an die Zona angedrückter kernhaltiger Zellen; die innere Höhle des Eies ist von einer hellen Flüssigkeit angefüllt, an einer Stelle der wandständigen Zellenschicht zeigt sich noch immer der kugelig nach innen vorspringende dunkle Zellhaufen. Diese Beschaffenheit verbleibt dem Eichen längere Zeit. Veränderungen erfolgen nur hinsichtlich der Zahl der wandständigen Zellen, welche allmählich wächst, und des Umfangs des Eichens, welcher in entsprechendem Maſse zunimmt, während die Zona und die ihr aufgelagerte Eiweiſsschicht sich verschmälern und schlieſslich miteinander zu einer einzigen dünnen Haut verschmelzen. Ganz ähnlich verhält sich das Hundeei. Auch hier fand BISCHOFF in zahlreichen Fällen die vorher unsichtbaren Grenzen der expandierten, aneinandergedrängten wandständigen Furchungskugeln durch zarte, aber deutliche scharfe Linien, welche eine Mosaik von fünf- und sechseckigen Polygonen bildeten, markiert; jedes Polygon enthielt einen zentralen von einem zwei- oder dreifachen Kreise glänzender Dotterkörnchen umgebenen lichten Fleck. Ein Haufen unveränderter Furchungskugeln war am gleichen Orte, wie im Kaninchenei, nachweisbar, die Zona der Gröſsenzunahme des Eies gemäſs ausgedehnt und verdünnt Das Wesen der neuen Entwickelungsstufe ist also in beiden Fällen dadurch charakterisiert, daſs die anfänglich den Binnenraum der Zona ausfüllenden Furchungskugeln sich der inneren konkaven Oberfläche derselben angelegt, durch gegenseitige Abplattung eine polygonale Umgrenzung angenommen und so die Herstellung einer zusammenhängenden, der Zona sich enge anschmiegenden einschichtigen Zellblase herbeigeführt haben. Diese aus den ursprünglichen Furchungszellen durch epithelähnliche Anordnung derselben hervorgegangene Blase hat von BISCHOFF den Namen der Keimblase erhalten, der einem Teil ihrer inneren konkaven

[1] HENSEN. *Ztschr. f. Anat. u. Entwicklungsgesch.* 1876. Bd. I. p. 407.

Oberfläche anhaftende Rest unveränderter Furchungskugeln ist dazu bestimmt, eine zweite Zellblase zu liefern, welche in einer späteren Entwickelungsepoche unterhalb und konzentrisch zu der ersten verläuft. Auch beim Meerschweinchen- und Rehei wird aus dem Dotter eine aus Zellen zusammengesetzte Keimblase gebildet, jedoch mit wichtigen Abweichungen. Anstatt dafs das Meerschweinchenei, wie bei den vorhergenannten Tieren, in diesem Stadium als ein Bläschen mit doppelten Wandungen erscheint, von denen die äufsere als verdünnte Zona strukturlos ist, die innere als Keimblase aus polygonalen Zellen besteht, besitzt dasselbe nach den in anderweitigen Beziehungen sehr erheblich differierenden Anschauungen von Bischoff, Reichert und Hensen[1] nur eine einzige Hülle und zwar nur die Zellhaut der eigentlichen Keimblase, die Zona ist spurlos verschwunden. Aufserdem zeigt sich aber noch eine zweite viel auffälligere Verschiedenheit: der mehrfach erwähnte Haufen unveränderter Furchungskugeln, welcher beim Kaninchen- und Hundeei irgendwo der konkaven Innenfläche der Keimblase aufliegt, sitzt im Meerschweinchenei gerade umgekehrt der konvexen Aufsenfläche einer Zellblase auf. Es hat dieses Verhalten, welches übrigens aufser dem Meerschweinchen auch noch einigen andern Nagern, z. B. der Maus, eigentümlich ist, längere Zeit zu der irrigen Annahme verleitet,[2] dafs die Keimblätter der letztgenannten Tierarten umgekehrt wie bei allen übrigen entständen, bis man die Ursache der nur scheinbaren Abweichung darin erkannte, dafs die in gewöhnlicher Weise entwickelte Keimblase bei ihnen sehr frühe eine die Anlage des Embryo völlig umfassende Einstülpung mit nachfolgender Abschnürung des eingestülpten Teils erleide, und dafs die Keimblätter nur in bezug auf den Binnenraum der Einstülpung, welche man fälschlich für die ganze Keimblase genommen hatte, nicht aber in bezug auf die wirkliche Keimhöhle umgekehrt gelagert wären.[3]

Bei sämtlichen bisher erwähnten Säugetierarten schliefst sich die Entstehung der Keimblase unmittelbar an das Ende des Furchungsprozesses an, ohne Stillstand ordnen und verbinden sich die Furchungszellen zur Keimblase; nicht so beim Rehei. Hier findet sich das merkwürdige Verhältnis, dafs Brunst und Begattung in die erste Hälfte des Augusts fallen, die Entwickelung des Embryo aber erst Ende Dezember beginnt. Das Ei löst sich, wie Bischoff zuerst erwiesen, Anfang August, wird durch den Samen befruchtet, furcht sich, während es in wenigen Tagen den Eileiter durchläuft,

---

[1] Bischoff, *Entwickl. d. Meerschweincheneies.* Giefsen 1852. — Reichert, *Monatsber. d. Kgl. Akad. d. Wiss. zu Berlin.* 1861. p. 105. — Hensen, *Ztschr. f. Anat. u. Entwicklungsgesch.* 1876. Bd. I. p. 396.

[2] Bischoff, a. a. O. — Hensen, *Arch. f. mikrosk. Anat.* 1867. Bd. III. p. 500.

[3] Hensen, *Verhdl. d. physik. Ver. in Kiel.* 2. Nov. 1882; *Arch f. Anat. u. Entwicklungsgesch.* 1883. p. 61 u. 71. — Kupffer, *Stzber. d. math.-phys. Kl. d. Münchener Akad.* 4. Nov. 1882. — Selenka, *Biolog. Ctrbl.* 1882. Bd. II. p. 550; *Studien üb. d. Entwicklungsgesch. d. Thiere.* Hft. I. Wiesbaden 1883.

und gelangt am Ende der Furchung in den Uterus, wo, wie schon erwähnt, die Furchungskugeln wieder zu einer gleichförmigen Dottermasse zu zerfließen scheinen. In diesem Zustand, in welchem es ganz einem Eierstocksei gleicht, verharrt das Rehei unverändert vier volle Monate lang, und dann erst beginnt der weitere Entwickelungsprozeß: Umgestaltung des Dotters zur Keimblase, Absonderung eines Rests von Furchungskugeln an der konkaven Innenfläche der aus polygonalen Zellen bestehenden Hüllenschicht und, in Übereinstimmung mit dem Meerschweinchenei, im Gegensatz zum Hunde- und Kaninchenei, Schwund der Zona.

Bald nachdem die ersten Furchungszellen sich zur Bildung der Keimblase vereinigt und durch fortgesetzte Teilung eine gewisse Vervielfältigung erfahren haben, geht eine fernere wichtige Veränderung in dem gleichzeitig etwas größer gewordenen Ei vor; es erscheint innerhalb des durch den anklebenden Dotterrest oder Keimhügel (F. Fig. 219) ausgezeichneten Keimblasenabschnitts ein dunkler rundlicher Fleck, der Fruchthof, der Keimhügel selbst aber breitet sich konzentrisch zur äußeren Zellwand der Keimblase schichtförmig in die Fläche aus, d. h., es beginnt die Umwandlung der ursprünglich einschichtigen Keimblase in eine mehrschichtige, es hebt die Differenzierung der späteren Keimblätter an.

Wir beschreiben zunächst einfach die Thatsachen, wie sie speziell am Säugetierei ermittelt worden sind, um eine sichere Grundlage für die später folgende allgemeine Betrachtung über Wesen und Bedeutung dieser schichtweisen Anordnung des Bildungsmaterials zu gewinnen. Im Kaninchenei ist die erste Andeutung des dunklen Fruchthofs nach Ed. v. Beneden[1] schon bemerkbar, wenn dasselbe einen Durchmesser von 0,28 mm erreicht hat. Frisch aus dem Uterus genommen hat das Ei das Aussehen eines runden durchsichtigen Bläschen, welches an einer beschränkten Stelle seiner Oberfläche einen im durchfallenden Lichte trübe erscheinenden rundlichen Fleck wahrnehmen läßt; derselbe umfaßt die Region des nunmehr flächenhaft ausgebreiteten, zu einer zweiten inneren Zellschicht der Keimblase umgestalteten Keimhügels. Die Mitte dieses Flecks, welchen wir von jetzt ab als Keimscheibe bezeichnen wollen, hebt sich dunkler von ihrer Umgebung ab, weil die zelligen Elemente in ihr dichter und zahlreicher zusammengedrängt liegen als im Bereich der Randzone, und sie allein ist es nach Ed. v. Beneden, welche ihres späteren Verhaltens wegen den Namen des Fruchthofs verdient. In ihrem Bereich sieht man stets in mehrfachen Lagen übereinander geschichtete Zellen, während der sie außerhalb kranzförmig umgürtende Keimscheibenrest um diese Zeit nur eine Zusammensetzung aus zwei Zelllagen aufweist, der ganze noch übrige Teil des Keimblasenumfangs immer noch

[1] Ed. v. Beneden, *Recherches faites au laboratoire d'embryogénie et d'anatom. comparée.* Bruxelles 1876. Vol. I. — *Arch. de biolog.* 1880. Vol. I. p. 1.

durch die Furchung gelieferten Baumaterials in mehrere Zellschichten, Blätter, ist der wesentliche Grundzug des Entwickelungsplans aller Wirbeltiere. Es ist ein Vorgang von höchster Wichtigkeit für das ganze Entwickelungsleben des Eies, insofern diese erste Differenzierung des Bildungsmaterials den Zweck hat, gesonderte Unterlagen und gesonderte Baustätten für verschiedene, physiologisch und teilweise histologisch koordinierte Organsysteme zu schaffen, z. B. das Material, aus welchem die zelligen Drüsengewebe hervorsprieſsen, von demjenigen, welches die Organe des motorischen Systems liefert, sowie von dem, welches die Grundlage der Oberhaut mit ihren Bedeckungen bildet, zu sondern. Es vereinfacht diese Schichtung die Entwickelung, sowohl die Anlage als auch den Ausbau der zusammengesetzten Glieder des Organismus, in wunderbarer Weise, wie die Verfolgung des Schicksals der einzelnen Keimblätter zur Evidenz zeigen wird. Die Entdeckung der Thatsache, daſs die fragliche Spaltung der Keimzellenmasse in mehrere und zwar drei Blätter stattfindet, ist alt, sowie auch die Ahnung ihrer Bedeutung für die Entwickelung; allein das volle Verständnis derselben, d. h. die sichere Erkenntnis der speziellen Schicksale der Keimblätter, die objektive Zurückführung aller Gestaltungen der Eientwickelung auf bestimmte Umwandlungen dieser Blätter, ist noch immer nicht erreicht, wenn auch in einer Weise angebahnt, welche die baldige endgültige Lösung der Aufgabe erwarten läſst. Das Verdienst, die Spaltung in Keimblätter entdeckt zu haben, gebührt PANDER, welcher bei seinen trefflichen Untersuchungen über die Entwickelung des Hühnereies zuerst die Zerlegung der aus den Furchungszellen zusammengesetzten Keimscheibe in drei Blätter nachwies. Er nannte das obere (oder äuſserste) Blatt das seröse und betrachtete es als Grundlage aller Organe des sogenannten animalen Systems, d. h. des Nervensystems, des zentralen wie des peripherischen, der willkürlichen Muskeln und des Knochenskeletts; das unterste der drei Blätter nannte er Schleimblatt und betrachtete es als Grundlage der gesamten Darmwand mit den anhängenden Drüsen, während er aus dem mittleren, nach seiner Ansicht erst nachträglich sich abgrenzenden Blatt, dem Gefäſsblatt, die Mesenterialorgane und Gefäſse hervorgehen lieſs. Diese Beobachtungen und Annahmen erhielten zuerst Bestätigung und weitere Ausbildung durch die klassischen embryologischen Untersuchungen v. BAERS. Obwohl in einzelnen Punkten hinsichtlich der weiteren Veränderungen der Keimblätter und deren Anteil an der Bildung der verschiedenen Organe und Systeme von PANDERS Ansicht abweichend, hält er doch im wesentlichen die PANDERsche Keimblatttheorie aufrecht; er bezeichnet das oberste Keimblatt, PANDERS seröses Blatt, als animales Blatt, weil er es mit PANDER als Grundlage der Organe des animalen Systems betrachtet. Die Unterschiede seiner und der PANDERschen Ansicht über die Bestimmungen

der beiden andern Keimblätter, des mittleren Gefäfsblatts und des unteren Schleim- oder vegetativen Blatts, können wir hier, ohne vorzugreifen, nicht ins einzelne verfolgen. Nur so viel, dafs v. BAER auch dem mittleren Blatt, dem Gefäfsblatt, einen Anteil an der Bildung der Darmwand und der Drüsen zuschrieb, auch schon eine spätere von dem mittleren Blatt sich abspaltende obere Schicht an der Bildung der Rumpfwand teilnehmen liefs. BISCHOFF hat die PANDER-BAERsche Blättertheorie vollständig adoptiert und in ihrem Sinne die von ihm in vollendeter Weise erforschten Entwickelungsvorgänge des Säugetiereies gedeutet. In gleicher Weise schlossen sich RATHKE und überhaupt die meisten Embryologen der PANDERschen Lehre an. Dagegen entstanden von andrer Stelle her, auf neue gründliche Studien der Entwickelung basiert, zwei neue Blättertheorien, welche nicht als Modifikationen der PANDER-BAER-BISCHOFFschen gelten können, sondern wesentlich sowohl von diesen als auch untereinander in den wichtigsten Punkten abweichen, es sind dies die Theorien von REICHERT und REMAK. Die Grundlage derselben ist keine andre, es ist dieselbe unzweifelhaft konstatierte Spaltung der Keimzellenmasse in drei Schichten oder Blätter; durchaus verschieden aber ist bei REICHERT und REMAK die Deutung der Entwickelungsschicksale dieser drei Blätter. REICHERT benennt das oberste der Keimblätter, welches also dem serösen oder animalen entspricht, Umhüllungshaut; dieselbe nimmt nach seiner Anschauung, wie schon der Name verrät, an der Bildung des Embryo gar keinen Anteil, fungiert nur als vergängliche Hülle um die aus den tieferen Keimschichten entstehenden Gebilde. Unter dieser Umhüllungshaut entsteht nach REICHERT selbständig seine sogenannte Medullarplatte, d. h. eine zur Bildung des Zentralnervensystems bestimmte, keinem besonderen Blatte angehörige Zellmasse. Das zweite mittlere Keimblatt, die intermediäre Schicht REICHERTS, stellt nach ihm die Uranlage aller wesentlichen Organe und Systeme des Embryo dar; er läfst aus demselben die Wirbelsäule, die Rumpfwandungen, das Blutgefäfssystem und das Darmhautsystem hervorgehen. Dem untersten Blatt, dem PANDERschen Schleimblatt, erkennt er blofs die Bildung des Epithelialüberzugs des Nahrungsrohrs zu. Die Grundzüge der REMAKschen Blättertheorie sind folgende. Das Furchungsmaterial sondert sich zunächst in zwei Schichten, ein oberes und unteres Keimblatt, von denen jedoch das untere noch vor Beginn der Embryonalanlage sich wiederum in zwei Lagen scheidet. Diesen drei Blättern hat REMAK folgende ihren wesentlichen Bestimmungen entlehnte Namen gegeben: das obere heifst das Sinnesblatt (sensorielles Blatt), das mittlere das motorisch-germinative (motorisch-sexuelle), das unterste das Drüsenblatt (Darmdrüsenblatt, trophisches Blatt). Das obere sensorielle Blatt (entsprechend PANDERS serösem, v. BAERS animalem Blatt, REICHERTS Umhüllungshaut) bildet nach REMAK aus sich

das Zentralorgan des Nervensystems, Rückenmark und Gehirn, mit letzterem dessen Ausstülpung das Auge, ferner das Labyrinth, die Nasenhöhlen, die Mundhöhle und die gesamte Oberhaut des Körpers mit den ihr angehörigen Bildungen, Haaren, Federn, Nägeln, aber auch ihren Drüsen, den Talg- und Schweifsdrüsen; auch die Thränendrüsen gehören dem oberen Keimblatt an. Es scheidet sich dieses obere Blatt in einen zum Medullarrohr werdenden zentralen Teil und einen peripherischen zur Bildung der Oberhaut verwendeten, von REMAK „Hornblatt" benannten. So wunderlich auf den ersten Blick die Entstehung des Zentralnervensystems und der himmelweit verschiedenen Oberhaut mit ihren Anhängen aus gemeinschaftlicher Anlage erscheint, so verständlich wird diese Zusammenfassung, wenn wir die Oberhaut mit ihren Anhängen als Hilfswerkzeuge des Tastsinns betrachten und die Entstehung aller übrigen Sinnesorgane aus demselben Blatt berücksichtigen. Das mittlere, motorisch-germinative Keimblatt (entsprechend PANDERS Gefäfsblatt) liefert hauptsächlich die Organe der willkürlichen und unwillkürlichen Bewegung, daneben die Geschlechtsdrüsen, sowie gewisse Blutdrüsen. Sein Achsenteil bildet nach REMAK das sogenannte Urwirbelsystem, aus welchem nicht allein die knöcherne Wirbelsäule, sondern auch das System der dazu gehörigen Muskeln und Nerven (Spinalnerven), sowie die Rippen als Fortsätze der Wirbel mit ihren Muskeln und Nerven entstehen. Der peripherische Teil dieses Blatts liefert die Hautplatten des Rumpfs und wahrscheinlich die Extremitäten mit ihren Muskeln, Knochen, motorischen und sensibeln Nerven als Auswüchse, anderseits die muskulären Wände des Darms und die faserigen gefäfshaltigen Wände der durch die Ausbuchtung des Darms entstehenden Drüsen; es bildet ferner aus einem besonders sich abgrenzenden Teil die Geschlechtsdrüsen, Nebennieren, Netz und Lymphdrüsen, endlich das sympathische Nervensystem. Die Gefäfse, deren Bildung in diesem Blatt die PANDERsche Benennung Gefäfsblatt veranlafst hatte, gehören zwar hauptsächlich dem mittleren Keimblatt an; allein erstens besitzt auch der Achsenteil des oberen Keimblatts nach REMAK wahrscheinlich das Vermögen Gefäfse zu bilden, zweitens erscheint die Gefäfsbildung als ein untergeordnetes Moment neben den übrigen wesentlichen Leistungen des Blatts, der Bildung der Muskeln und Nerven, welche weit eher den Namen animales Blatt rechtfertigen würden, wenn ihm nicht auch entschieden vegetative Bildungen zukämen. Das unterste Keimblatt endlich, REMAKS Drüsen-, Darmdrüsen- oder trophisches Blatt, liefert erstens das Epithelrohr des Nahrungskanals mit seinen Drüsen, zweitens das eigentliche Drüsengewebe der Anhangsdrüsen des Darms, Lungen, Schleimdrüsen der Bronchien, Pankreas, Leber, Nieren und endlich als „Abschnürungsdrüsen": Schilddrüse und Thymus.

Soweit diese vorläufige flüchtige Skizze der verschiedenen Blättertheorien als Unterlage zu einer Kritik, welche wir ihrer Verwendung

zur folgenden Darstellung des Entwickelungsplans des Eies notwendig vorausschicken müssen. Fragen wir, welche derselben den Thatsachen am besten Rechnung trägt, so kann die Entscheidung nur zu gunsten der REMAKschen Lehre ausfallen. Denn wenn sich auch einzelne Punkte der letzteren als irrig herausgestellt haben, und wenn namentlich mit Hinblick auf die eingehende Kritik GOETTES[1] eingeräumt werden mufs, dafs die REMAKschen Keimblätter nicht alle als Primitivorgane besonderer Gewebs- oder Organklassen gelten können, so spielt der Gedankengang REMAKS doch noch immer eine viel zu hervorragende Rolle in der embryologischen Forschung, als dafs man sich seiner ganz zu entschlagen berechtigt wäre. Der Entwickelungsplan, wie er sich nach REMAKS Theorie darstellt, ist trotz anscheinender Kompliziertheit äufserst einfach und macht alles, was die PANDER-BAER-BISCHOFFsche Auffassung unaufgeklärt lassen mufste, auf die natürlichste Weise verständlich. REMAKS Theorie gewährt uns ein leicht fafsliches Bild von der Entstehung der Drüsen, des Darmrohrs und des Amnions, wie aus der speziellen Erörterung hervorgehen wird; sie erklärt ferner gewisse unleugbare Irrtümer REICHERTS, namentlich dessen Annahme einer Umhüllungshaut, d. h. des oberen Keimblatts, dessen Nichtbeteiligung an der Bildung des animalen Systems der Rumpfwände von REICHERT zuerst richtig erkannt, dessen Umwandlung in die Oberhautgebilde aber von ihm verkannt wurde. Die folgende Schilderung der Entwickelungsvorgänge wird daher auch noch vielfache Anklänge an die REMAKschen Lehren enthalten, obschon in ihr statt der von ihm gewählten Benennungen die gegenwärtig gebräuchlich gewordene Nomenklatur Verwendung finden wird und die drei Keimblätter der Reihe nach nicht als Hornblatt, motorisch-germinatives und trophisches Blatt, sondern als äufseres Keimblatt oder Ektoderm, mittleres Keimblatt oder Mesoderm, und inneres Keimblatt oder Entoderm werden bezeichnet werden. Die Meinungsdifferenzen, welche hinsichtlich der Entstehungsart der einzelnen Keimblätter, namentlich des mittleren, zwischen den einzelnen embryologischen Forschern schweben, speziell zu besprechen, liegt aufserhalb unsres Plans und gehört in ein spezielles Lehrbuch der Embryologie. Dorthin verweisen wir auch die Beurteilung der abweichenden Anschauungen, zu welchen HIS[2] über die Keimblätteranlage des Hühnchens gelangt ist.

§ 184.

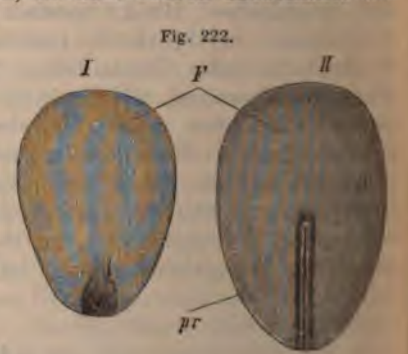
Erste Anlage des Embryo. Nachdem die Bildung einer zweiblättrigen Keimblase einen gewissen Höhepunkt erreicht hat,

[1] A. GOETTE, *Entwicklungsgesch. d. Unke.* Leipzig 1875.
[2] HIS, *Unters. über die erste Anlage des Wirbelthierleibes.* Leipzig. 1868.

ohne jedoch schon völlig zum Abschlusse gekommen zu sein; nachdem ferner an einer bestimmten Stelle derselben im Bereich der Keimscheibe der Fruchthof angelegt worden ist, und nachdem endlich die so veränderte Keimblase durch Teilung ihrer zelligen Elemente eine gewisse Gröfse erreicht hat, beginnt die Umgestaltung des Fruchthofs zum Embryo, und zwar im Säugetierei nach denselben Regeln, wie in den Eiern aller übrigen Wirbeltiere. Wir beginnen damit die Vorgänge zu schildern, wie sie sich in der unverletzten von oben her in durchfallendem Lichte betrachteten Keimscheibe des Kaninchens abwickeln, und werden dann zweitens an Durchschnittsbildern der letzteren klar zu legen versuchen, in welcher Art die einzelnen Keimblätter an den wahrgenommenen Veränderungen beteiligt sind. Als erste Anzeichen eines erneuten Fortschritts der Entwickelung zwischen Anfang des fünften und des siebenten Tags nach der Befruchtung werden beschrieben das Auftreten eines im Bezirk des runden Fruchthofs befindlichen lichten Flecks, des HENSENschen Knotens, und ferner eine Gestaltsveränderung des Fruchthofs, welcher letztere seine runde Form verliert und unter gleichzeitiger Zunahme seines Umfangs gegen eine schwach birnförmige vertauscht (Fig. 221 *I II* nach KOELLIKER). Die Schichtung der zelligen Elemente erfährt hierbei keine Störung von bleibender Bedeutung. In dem vorderen Abschnitt des Fruchthofs, aus welchem nachträglich das embryonale Vorderende hervorgeht, oder, wenn wir die Abbildungen (Fig. 221 und 222) zur räumlichen Orientierung heranziehen, in dem oberen Abschnitte des Fruchthofs behält derselbe seinen zweiblättrigen Bau durchaus bei, in dem hinteren oder unteren Abschnitt, in welchem das embryonale Hinterende sich späterhin herausbildet, trifft man allerdings eine Dreischichtung[1] an; dieselbe bleibt jedoch nicht bestehen, sondern verschwindet nach und nach[2] dadurch, dafs die intermediären zwischen Ekto- und Entoderm eingeschobenen Zellen zwischen die oberflächlich gelegenen ektodermalen eindringen und sich diesen als gleichartige Elemente einfügen[3]. Eine Neuerung von dauernder Bedeutung macht sich im

Fig. 221.

Fig. 222.



[1] ED. V. BENEDEN, *Arch. d. biol.* 1880. T. I. p. 1 (53).
[2] KOELLIKER, *Zool. Anzeig.* 1880. Bd. III. No. 61, 62.
[3] ED. V. BENEDEN u. BAMBEKE, *Arch. de biol.* 1884. T. V. p. 369 (396).

Schichtungscharakter erst nach Beginn des siebenten Tags bemerklich, und zwar durch die Ausbildung eines im verschmälerten Abschnitt des birnförmigen Fruchthofs axial gelegenen Zellstrangs, des sogenannten Primitivstreifs (*nota primitiva pr* Fig. 222 *II* nach KOELLIKER). Die ersten Spuren desselben erscheinen in Gestalt einer rundlichen Verdickung am schmalen Fruchthofspol, welche allmählich in axialer Richtung einwärts dringt und dann Kegelform annimmt (Fig. 222 *I* nach KOELLIKER). Gänzlich vollendet schliefst der Primitivstreif vorne mit dem ungefähr die Mitte des Fruchthofs bezeichnenden HENSENschen Knoten ab und erscheint ferner durch eine rinnenförmige Vertiefung seiner Oberfläche, die Primitivrinne, der Länge nach gehälftet.

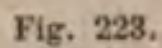
Um zu erfahren, ob und in welcher Art die einzelnen Zellblätter der Keimblase an den eben beschriebenen Entwickelungsvorgängen beteiligt sind, gibt es nur einen Weg, das Studium von Durchschnittsbildern erhärteter Embryonalanlagen. Lange Zeit fehlten solche aus der betreffenden Entwickelungsepoche des Säugetiereies ganz, bis HENSEN durch belangreiche Beobachtungen das erste Material zur Ausfüllung dieser empfindlichen Lücke der embryologischen Forschung beibrachte und eine Gefolgschaft ausgezeichneter Arbeiten über den gleichen Gegenstand nach sich zog.[1] HENSEN und KOELLIKER, denen sich nach Aufgabe seiner ursprünglichen abweichenden Anschauung späterhin auch ED. V. BENEDEN bestätigend anschlofs, fanden übereinstimmend, dafs feine Querschnitte durch Keimscheiben von der Beschaffenheit der in Fig. 222 *I* abgebildeten in der Region des Primitivstreifs eine Wucherung der Ektodermzellen erkennen lassen, welche letzteren daselbst ein mehrfach geschichtetes Zellenstratum herstellen, seitlich von dem Primitivstreif dagegen ihre einschichtige Anordnung beibehalten. Indem die tieferen, dem Entoderm benachbarten Zelllagen dann selbständig fortwuchern, und indem sich die neugebildeten Zellmassen zu beiden Seiten des Primitivstreifs zwischen Ento- und Ektoderm eindrängen, entsteht das dritte zwischen die beiden Urblätter der Keimblase eingeschobene Keimblatt, das Mesoderm. Der Primitivstreif stellt mithin die erste in der Medianlinie des Fruchthofs auftretende Anlage des Mesoderms dar.

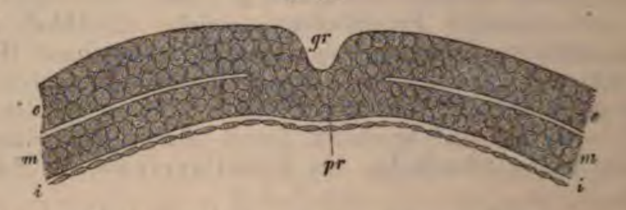
Schnitte durch eine Keimscheibe von dem Aussehen der Fig. 223 *II* zeigen im wesentlichen die nämlichen durch die beigefügte Abbildung (*pr* Fig. 223 nach KOELLIKER) anschaulich gemachten Verhältnisse; nur ist das Mesoderm *m* beiderseits über die Mittellinie hinausgewuchert und in der Oberfläche des Ektoderms

---

[1] HENSEN, s. d. Litteraturverzeichn. o. p. 635 — KOELLIKER, *Entwicklungsgesch. u. s. w.*, *Zool. Anzeiger*. 1880. Bd. III. No. 61, 62. — ED. V. BENEDEN, *La maturation de l'oeuf, la fécondation et les premières phases du developpement embryonnaire des mammifères. Recherches faites au laboratoire d'embryogénie et d'anat. comparée de l'université de Liège.* T. I. Bruxelles 1875/76; *Arch. de biolog.* 1880. T. I. p. 1. gemeinschaftl. mit V. BAMBEKE. 1884. T. V. p. 369 (394). — BALFOUR, *Hdb. d. vergl. Embryol.* Aus d. Engl. v. VETTER. 1881. Bd. II. p. 199 u. fg.

(*e* Fig. 223) eine grubenartige Einsenkung (*gr* Fig. 223) entstanden, welche letztere eben nichts Andres als das Durchschnittsbild der in diesem vorgerückten Entwickelungsstadium bereits ausgebildeten


Fig. 223.



Primitivrinne ist. Prüft man jetzt diese neueren Ergebnisse in bezug auf die älteren von REMAK erlangten, so begegnet man erfreulicher Weise sachlich der gröfsten Übereinstimmung. Denn auch REMAK, der die von seinen Nachfolgern erst näher erforschte Vorstufe der Entwickelung gar nicht kannte, läfst die Keimscheibe zur Zeit der Primitivstreifbildung aus drei gesonderten Keimblättern bestehen, von denen das mittlere, sein motorisch-germinatives Blatt, unser Mesoderm, in der Medianebene mit dem äufseren Blatt, seinem Hornblatt, zur Achsenplatte verschmolzen ist, letztere aber ihrer ganzen Länge nach in der Mittellinie durch die Primitivrinne eingekerbt wird.

Während die bisherigen Ermittelungen unbemerkt gebliebener Zwischenstufen des embryonalen Wachstums zwar zu einer bestimmteren Anschauung über die Herkunft eines der Keimblätter Anlafs gaben, die Auffassungsweise der Entwickelungsvorgänge selbst jedoch in keiner Hinsicht modifizierten, hat der Nachweis eines andren Mittelglieds in der Reihenfolge der die Keimscheibe nach und nach umgestaltenden Wucherungsprozesse zur Feststellung und Beseitigung eines sehr erheblichen Irrtums der älteren Forschung geführt. Nach einer weit verbreiteten und von den hervorragendsten Embryologen wiederholt bestätigten Ansicht sollte die Primitivrinne eine Anlage von bleibender Bedeutung, die erste Anlage des die Achse der grofsen nervösen Zentralorgane durchsetzenden Höhlensystems, sein. Gegenwärtig weifs man aber seit DURSYS[1] Untersuchungen, dafs dem nicht so ist, dafs die Primitivrinne vielmehr schon sehr frühe verschwindet und in keiner Beziehung zum Zentralnervensystem steht. Richtig ist von den älteren Angaben nur soviel, dafs eine Rinne als Vorläufer der Hirn- und Rückenmarkbildung auftritt, diese Rinne, die **Rückenfurche** (*r f* Fig. 224 nach KOELLIKER), ist aber nicht die Primitivrinne, sondern liegt vor derselben im Kopfteile der Keimscheibe und entsteht zu einer

[1] DURSY, *Der Primitivstreif des Hühnchens.* Lahr 1867.

späteren Zeit. Anfänglich nur undeutlich sichtbar gewinnen ihre Konturen nach und nach schärfere Begrenzungen und dringen weiter und weiter über das Zentrum der nunmehr schon erheblich gewachsenen Keimscheibe in den hinteren Abschnitt derselben hinein, während der Primitivstreif samt seiner Primitivrinne bis auf einen kleinen in der hinteren Fortsetzung der Medullarfurche gelegenen Rest (*pr* Fig. 224) zu Grunde geht. Gleichzeitig wachsen die freien Ränder der Rückenfurche einander entgegen, bis sie in der Mittellinie zusammenstofsen und der ganzen Länge nach verwachsen, die anfänglich offene Rinne also in eine geschlossene Röhre verwandelt worden ist. Hierbei ändert sich ferner die Form der Röhre, indem sich ihr vorderes Ende beträchtlich erweitert und drei hintereinanderliegende blasenartige Ausbuchtungen bildet, von denen die vorderste gröfste sehr bald wieder zwei sekundäre seitliche Hervorbuckelungen erhält. Betrachtet man die Rückenfurche von oben, so sieht man in ihrer Achse einen dunkleren Streifen sich hinziehen, welcher vorn unter der hintersten der drei blasigen Ausbuchtungen mit einem dickeren Knötchen endigt, während zu beiden Seiten der Furche an ihrem mittleren schmalen Teil kleine viereckige Plättchen in paariger Anordnung auftreten und schnell an Zahl zunehmen. Der dunkle Streifen in der Achse der Furche ist die sogenannte *chorda dorsalis*, die Wirbelsaite, ein unter dem Boden der Furche verlaufender Zellstrang. Die viereckigen Plättchen sind Zellhäufchen, welche in gewissen Abständen voneinander ursprünglich seitlich zur Chorda erscheinen, bald aber im weiteren Verlauf der Entwickelung die Chorda rings umwuchern. So gewinnt denn die Embryonalanlage des Kanincheneies ein Aussehen, wie es durch die beistehende schematische Figur (Fig. 225) besser als durch Worte erläutert wird.

Fig. 224.

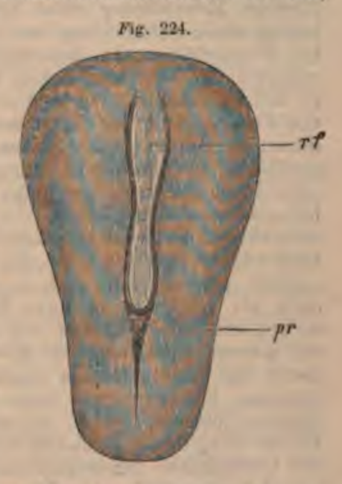
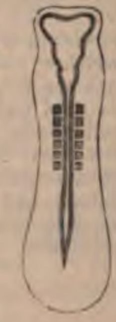


Fig. 225.



Die erste Embryonalanlage verhält sich bei den Eiern der verschiedenen Säugetiere zwar in den wesentlichsten, aber darum noch nicht in allen Punkten gleichartig. So verliert das Hundeei nach BISCHOFF während der Entstehung jener Anlage im Uterus seine runde Form und nimmt eine zitronenförmige Gestalt an. Dabei stellt sich dasselbe zugleich mit seiner Längsachse in diejenige des Uterus, während die Längsachse des Fruchthofs und des Primitivstreifs stets rechtwinklig zur Längsachse des Uterus zu liegen kommen. Das Rehei, wie überhaupt das Ei der Wiederkäuer, wächst während der Bildung des Embryo aufserordentlich in die Länge und hat um diese Zeit das Aussehen eines 15—21 cm (6—8 Zoll) langen sehr

dünnen und ungemein zarten Fadens. Auffallend ist ferner, dafs die Scheidung des Medullarrohrs in Gehirn und Rückenmark hier erst später und bei weitem weniger ausgeprägt eintritt als beim Kaninchen, Hund und Meerschweinchen; das Gehirn ist, wenn auch die Schliefsung der Rückenfurche zur Röhre schon ihrer Vollendung ganz nahe ist, nur durch eine einfache, langgestreckte spindelförmige Erweiterung ohne Spur der Augenanlagen ausgedrückt. BISCHOFF bringt diese Abweichung mit der überhaupt geringen Ausbildung des Gehirns bei Wiederkäuern in Zusammenhang. Bleibt das Rehei aber auch in der erwähnten Hinsicht hinter dem Kaninchen- und Hundeei zurück, so eilt es dafür in andern Beziehungen beiden weit voraus, so namentlich in der Abschnürung des Embryo von der Keimblase und in der Reduktion des vegetativen Teils derselben zur Nabelblase, worauf wir später noch einmal zurückkommen. Eine auffällige Sonderstellung nimmt natürlich die Embryonalanlage der Meerschweinchen und einiger andern Nager ein, weil es hier infolge der schon früher besprochenen Einstülpung des Fruchthofs in die Keimblasenhöhle zu einer scheinbaren Umkehr der Lagerungsverhältnisse des Embryo in bezug auf die Eioberfläche kommt. In der bisher geschilderten Entwickelungsepoche begegnen wir endlich auch zum ersten mal dem menschlichen Ei, wenn auch bis jetzt nur in zwei Exemplaren, deren eines von REICHERT[1], deren andres ein wenig älteres von ALLEN THOMPSON[2] beobachtet worden ist. Das von REICHERT beschriebene Ei wurde im Uterus einer Selbstmörderin gefunden, hatte eine linsenförmige Gestalt und mafs 5,5 mm im längeren, 3,3 mm im kürzeren Durchmesser. Seine Randzone war mit zahlreichen, zum Teil verästelten Zöttchen besetzt, ebenso auch seine der Uterusschleimhaut angewachsene Fläche (REICHERTS Grundfläche); frei von jedem Zottenüberzug war nur die in die Uterushöhle hervorragende Eifläche (die freie Wandfläche REICHERTS) und auf der angewachsenen Fläche ein zentrales, kreisförmiges Feld von 2,5 mm Durchmesser. Das Ei selbst bestand aus einer zelligen Hülle, von welcher auch die Zöttchen ihren Ursprung nahmen, und welche sich überall mit Ausnahme des der Uterusschleimhaut anhaftenden Eipols aus einer einfachen Schicht von Zellen zusammengesetzt erwies. An letzterem Ort war die Zellblase dagegen im Umfang der zottenfreien Region zweischichtig; von einer *zona pellucida* fand sich keine Spur. REICHERT, welcher das Alter des von ihm untersuchten Eichens auf 12, höchstens 14 Tage schätzt, deutet die zellige Hülle als Keimblase, die zweischichtige Region derselben als Fruchthof. Etwas älter, weil in der Entwickelung weiter vorgerückt, ist das von ALLEN THOMPSON beschriebene Menschenei. Dasselbe hatte 6,5 mm (3 Linien) im Durchmesser, bestand aus einer mit kleinen kurzen Zotten dicht besetzten äufseren Eihaut und einer darin eingeschlossenen Keimblase, an welcher freilich die jedenfalls vorhanden gewesenen Keimblätter von ALLEN THOMPSON nicht direkt nachgewiesen worden sind. An einer Stelle der Keimblase zeigte sich der Embryo, welcher, so viel sich aus der etwas unvollkommenen Originalzeichnung entnehmen läfst, aus den Medullarplatten und der an ihrem vorderen Ende bereits in zwei Gehirnblasen erweiterten Rückenfurche (oder Röhre?) bestand. Besser untersucht und instruktiver ist ein zweites ebenfalls von ALLEN THOMPSON gefundenes menschliches Eichen[3], welches aber erstens noch älter als das eben besprochene und aufserdem, wie das Mifsverhältnis zwischen äufserer Eihaut und Keimblase lehrt, offenbar teilweise verkümmert ist. Nichtsdestoweniger läfst dasselbe auf das deutlichste die Rückenfurche mit den Hirnblasen erkennen.

---

[1] REICHERT, *Monatsber. d. Berliner Akad.* 1873. p. 108.

[2] ALLEN THOMPSON, *Edinburgh med. and surg. Journ.* 1839. Vol. LII. — Vgl. ferner ECKER, *Icones physiologicae.* 1851—59. Taf. XXV. Fig. 2. — KOELLIKER, *Entwicklungsgesch.* etc. 2. Aufl. Leipzig 1876—79. p. 305 u. fg.

[3] Vgl. die Abbildung bei ECKER, *Icones physiologicae* etc. Taf. XXV. Fig. 3, u. bei KOELLIKER, *Entwicklungsgesch.* etc. 2. Aufl. 1876—79. p. 305. Fig. 226.

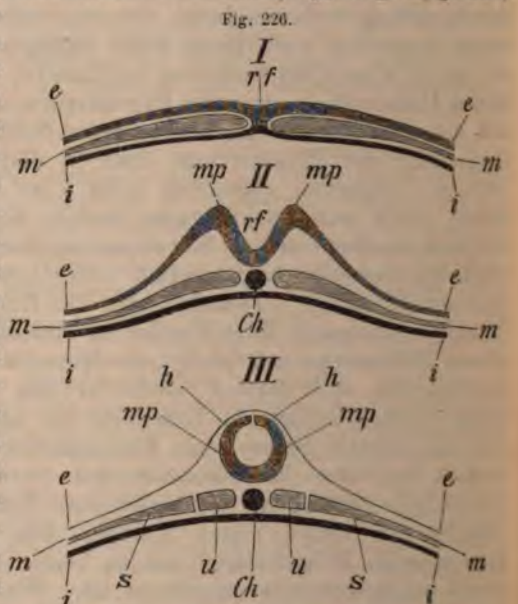
Unsre nächste Aufgabe wird es nun sein müssen, die Beteiligung der einzelnen Keimblätter an den im vorstehenden beschriebenen Neubildungen der Medullarfurche, der Chorda und den viereckigen Seitenplättchen klar zu legen. Die Lösung dieser Frage, welche bei Bischoff und Reichert eine sehr verschiedenartige Beantwortung erfahren hatte, ist ein bleibendes Verdienst Remaks, dessen Angaben noch heute volle Gültigkeit besitzen und nur insofern einer Korrektur bedürfen, als Remak, wie alle seine Vorgänger, keinen Unterschied zwischen Primitivrinne und Rückenfurche kannte und die von ihm richtig beobachteten Neubildungen fälschlich in die Umgebung der Primitivrinne statt in diejenige der Medullarfurche verlegte. Hiervon abgesehen kann aber kein Zweifel darüber bestehen, dafs seine Schilderung, welche Koelliker übrigens in der jüngsten Auflage seiner Entwickelungsgeschichte auch für das Kaninchenei bestätigt hat, sachlich völlig korrekt ist. Wie oben schon angedeutet wurde, verwandelt sich die Rückenfurche nach und nach durch Verwachsung ihrer Ränder in eine allseitig geschlossene Röhre. Dieser Bildungsprozefs läuft, wie Koelliker und Hensen in Übereinstimmung mit Remak auch für das Kaninchen nachgewiesen haben, ausschliefslich im Ektoderm ab, dessen äufsere Zellschichten sich zu beiden Seiten der Rückenfurche entgegen krümmen und endlich an der Kontaktstelle fest verwachsen. Dagegen sind die vorhin erwähnten Seitenplättchen Erzeugnisse des Mesoderms, welches von seiner ersten Anlage, dem nunmehr allerdings verschwundenen Primitivstreif aus zu beiden Seiten neben der Rückenfurche nach vorwärts gewuchert ist. Was endlich die Chorda anbelangt, so lassen die meisten Embryologen[1] dieselbe durch Faltenbildung aus dem axialen mit der Sohlenfläche der Medullarfurche verschmolzenen Streifen des Entoderms hervorgehen, nur Koelliker[2] ebenfalls aus dem Mesoderm, welches nach ihm um diese Zeit nicht blofs seitlich, sondern auch unterhalb der Medullarfurche zwischen Ekto- und Entoderm eingedrungen ist. Zur Versinnlichung des gesagten verweisen wir auf die umstehenden schematischen Querschnittsbilder, bei deren Entwurf wir die Angaben derjenigen Beobachter zur Richtschnur genommen haben, welche für den entodermalen Ursprung der Chorda eingetreten sind. In Fig. 226 *I* sehen wir demgemäfs Ekto- und Entoderm (*e*, *i*) in der Mittelebene zu einer Platte, der Achsenplatte, miteinander verklebt, rechts und links von der Verlötungsstelle die Durchschnitte der Mesodermplatten; in *II* beginnen die Achsenplattenteile *m p* des Ektoderms, zwischen denen die Rückenfurche *r f* liegt, sich zu erheben; in *III* ist die Schliefsung vollendet. Es trennt sich also bei diesem

[1] Hensen, *Arch. f. mikrosk. Anat.* 1867. Bd. III. p. 500, *Ztschr. f. Anat. u. Entwicklungsgesch.* 1876. Bd. I. p. 366. — Ed. v. Beneden, *Arch. de biol.* 1880. T. 1. p. 1 (76). — Balfour, *Hdb. d. vergl. Embryol.* Aus dem Engl. von Vetter. 1881. Bd. II. p. 203, 262 u. fg.

[2] Koelliker, *Entwicklungsgeschichte* etc. 2. Aufl. p. 272 u. fg.

Vorgang der dem äuſseren Blatte *e* angehörige Teil der Achsenplatte von dem zum inneren Blatte *i* gehörigen. Ersterer, aus zwei Hälften (zu beiden Seiten der Rückenfurche) zusammengesetzte Teil hat von REMAK den Namen der **Medullarplatten**, seiner späteren Verwendung entsprechend, erhalten. Dieselben (*m p*, *m p* Fig. 226) gehen mit ihren Auſsenrändern kontinuierlich in den peripherischen Teil des Ektoderms über, mit andern Worten: es scheidet sich das Ektoderm in einen Zentralteil, die zur Röhre sich schlieſsenden Medullarplatten, und einen peripherischen Teil, das **Hornblatt** *h* von REMAK. Inzwischen hat sich aber auch in dem frei gewordenen Achsenteil des Entoderms eine Umgestaltung vollzogen. Derselbe hat sich gegen das Ektoderm zu einer Falte erhoben und diese sich von ihrem Mutterboden schlieſslich vollständig abgeschnürt. Der Sohlenfläche der Rückenfurche entlang sehen wir daher einen anfänglich platten, später cylindrisch werdenden Strang ausgespannt, die *Chorda dorsalis* (*Ch* Fig. 226 *II*). Demnächst beginnen die Mesodermmassen im Halsteil des Embryo zu beiden Seiten des letzteren sich ebenfalls zu gliedern, und zwar in der Art, daſs ihre freien Randpartien, die sogenannten **Urwirbelplatten** (*u u* Fig. 226 *III*) sich von dem peripheren verdickten Mesodermrest, den **Seitenplatten** REMAKS (*s s* Fig. 226 *III*), durch Spaltbildung abtrennen. Am Kopfende des Embryo, wo es zu der eben beschriebenen Sonderung von Rand- und Seitenpartie im Mesoderm dagegen nicht kommt, werden die gesamten einheitlich bleibenden Mesodermkeile rechts und links von der Chorda mit dem Namen der **Kopfplatten** bezeichnet. Die äuſseren Ränder der Seitenplatten bezeichnen die Grenze des zur Embryobildung verwendeten Teils des Fruchthofs, den weiten auſserhalb gelegenen Teil der drei Keimblätter nennt REMAK beim Hühnchen das **Keimlager**. Die Seitenplatten (und Kopfplatten) mit dem sie bedeckenden, aber nicht mit ihnen verwachsenen Teil des Hornblatts entsprechen BISCHOFFS wallförmigen Verdickungen des animalen Blatts zu beiden Seiten des Medullarrohrs.

Fig. 226.



Wir wenden uns zur Deutung der beschriebenen Urbildungen. Die in der Medianebene der Keimscheibe gelegene Achsenplatte, die sogenannte Stammzone der neueren, ist die Anlagestätte des embryonalen Kopfs und Rumpfs. Aus ihrem auf Ekto- und Entoderm verteilten Zellvorrat spaltet sich zuerst die Uranlage des Zentralnervensystems und der Skelettachse, d. i. der Wirbelsäule, ab. Der dem Ektoderm angehörige Teil der Achsenplatte, d. h. die beiden durch die Rückenfurche geschiedenen Medullarplatten REMAKS (REICHERTS Urhälften des Zentralnervensystems, BISCHOFFS Belegmassen seiner Primitivrinne) ist die Anlage der Nervensubstanz des Rückenmarks und Gehirns. Der erste Schritt zur Umformung der flachen Medullarplatten in die genannten Teile besteht aus ihrer rinnenförmigen Wölbung und endlichen Vereinigung zum geschlossenen Rohr, dem Medullarrohr, wie schon beschrieben wurde. Die aus den Medullarplatten selbst hergestellte Wand wird zur Nervenmasse, die Medullarfurche zum Rückenmarkskanal und den Hirnhöhlen. Die Abgliederung des Hirns von der gemeinschaftlichen Anlage erfolgt zuerst durch die Bildung der beschriebenen drei hintereinander liegenden blasigen Erweiterungen am vorderen Ende des Medullarrohrs, welche daher den Namen vordere, mittlere und hintere Hirnblase (Hirnzelle), oder Vorder-, Mittel- und Hinterhirn führen. Diese Blasen erhalten später wiederum sekundäre Abschnürungen und sondern sich auf diese Weise in die Grundlagen einzelner bestimmter Zentralgebilde des Hirns. Die beiden seitlichen Ausbuchtungen der vorderen Hirnzelle, die Augenblasen, sind die ersten Anlagen der Augen.

An der Entwickelungsgeschichte des vorderen, anfänglich aus drei blasigen Erweiterungen bestehenden Endes des Medullarrohrs heben wir noch folgende, den Schilderungen BISCHOFFS, REMAKS und KOELLIKERS entlehnte Grundzüge hervor. Die vordere Hirnblase, das Vorderhirn, ist die Anlagestätte des dritten Ventrikels und seiner Wandungen, aus der mittleren Hirnblase, dem Mittelhirn, geht der *aquaeductus Sylvii* samt den ihn umschliefsenden nervösen Bildungen hervor, aus der hinteren Hirnblase, dem Hinterhirn, und dem dicht benachbarten Teil des Medullarrohrs, dem sogenannten Nachhirn, der vierte Ventrikel und seine Wandungen (Kleinhirn, Brücke, verlängertes Mark). Aus dem Vorderhirn sprossen zunächst, jedoch erst nach dem Hervorwachsen der Augenblasen, die Hemisphären als zwei von der unteren Wand ausgehende blasige Auswüchse (sekundäres Vorderhirn nach MIHALKOVICS[1]) nach unten hervor, und zwar unter einem beträchtlichen Winkel, so dafs das Vorderende des Medullarrohrs winklig geknickt erscheint. Aus dem Boden der Hemisphärenblasen keimen die Geruchsbläschen hervor. Der Rest der vorderen Hirnblase, das Zwischenhirn REMAKS, bildet aus seiner Wand die den dritten Ventrikel umgebenden Basalganglien (Sehhügel, Streifenhügel) und die Zirbeldrüse. Das Mittelhirn entwickelt sich zu den Vierhügeln, das Hinterhirn mit dem Nachhirn (Nackenhöcker) zum verlängerten Mark und Kleinhirn. Was endlich die Entstehung der Gehirnnerven anbetrifft, so ist hierüber noch

[1] MIHALKOVICZ, *Entwicklungsgeschichte des Gehirns*, 1877.

keine sichere Entscheidung erlangt. Wahrscheinlich, wenn auch nicht hinreichend erwiesen, ist, dafs sie ebenso wie die Spinalnerven durch Sprossung aus der embryonalen Gehirnanlage hervortreiben, sehr zweifelhaft, ob irgend ein Gehirnnerv, wie REMAK wollte, selbständig aus dem Kopfteil des Mesoderms, und zwar aus dem als Schlundplatten bezeichneten Abschnitt der Kopfplatten, hervorgeht, um erst nachträglich mit der Seitenwand des verlängerten Marks in Verbindung zu treten.

Von den weiteren Umbildungen der Gehirnanlage nimmt die Entstehungsgeschichte des Seh- und des Hörorgans ein ganz besonderes Interesse in Anspruch. Die Augen haben wir als zwei seitliche Ausbuchtungen des Vorderhirns auftreten sehen. Diese zuerst durch v. BAER gemachte Beobachtung wurde später insofern von einigen Seiten in Zweifel gezogen, als eine ursprünglich einfache Augenanlage und eine nachträgliche Spaltung der cyklopischen Bildung behauptet wurde. BISCHOFF bestätigte indessen die v. BAERsche Angabe vollständig und REMAK hat wenigstens eine Ursache der Täuschung, auf welcher die entgegengesetzte Angabe beruht, nachgewiesen, indem er fand, dafs nach der Bildung der Hemisphärenblasen die bereits gestielten Augenblasen eine kurze Zeit lang sich so innig aneinanderlegen, dafs sie verschmolzen oder als eine eben in der Teilung begriffene Blase erscheinen. Ebenso ist der aus der ursprünglich hufeisenförmigen Gestalt der Iris mit nach innen gerichteter Spalte hergeleitete Beweisgrund widerlegt. Längs der röhrenförmigen Stiele der Augenblasen entstehen die Sehnerven, aber nicht durch einfache Ausfüllung der Röhre mit Nervenmasse, sondern auf komplizierterem Wege. Der hintere Hirnabschnitt der hohlen Stiele wird durch Wucherung seiner zelligen Elemente solid, der vordere Augenabschnitt derselben dadurch, dafs die untere Stielwand durch eine Wucherung des Mesoderms nach aufwärts gegen die obere eingestülpt und an letztere herangedrängt wird. Die nach unten geöffnete zweiblättrige Hohlrinne, zu welcher die beiden ursprünglich drehrunden Augenstiele in ihrem vorderen Verlaufe umgestaltet sind, schliefst sich späterhin um die Ausfüllungsmasse des Mesoderms, der Bildungsstätte des *perineurium internum* sowie der *arteria centralis retinae,* und endlich wuchern von hinten her aus den *tractus optici* die Sehnervenfasern in die solid gewordene Substanz der Augenstiele hinein. Letztere werden also nicht selbst zu den eigentlichen Optici, sondern stellen, wie HIS vermutete, KOELLIKER bestimmt erwiesen zu haben glaubt[1], Leitgebilde dar, deren Aufgabe es ist, die aus den *tractus optici* hervorsprossenden Nervenfasern in die richtigen Bahnen überzuführen. An ihrer vorderen konvexen Wölbung wird die primitive Augenblase nach MIHALKOVICS und KOELLIKER nicht nur von dem Hornblatte REMAKS, dem peripherischen Teil des äufseren Keimblatts, sondern unterhalb desselben auch noch von einer dem Mesoderm entstammenden Gewebslage überkleidet. HUSCHKE wies bereits nach, dafs die Linse sich aus einer Einstülpung der die Augenblasen überziehenden Hautlage entwickelt. Letztere ist aber nichts Andres als das REMAKsche Hornblatt, welches sich im Bereich der vorderen Augenblasenwand verdickt, sodann in Form eines rundlichen Hohlzapfens einwärts wuchert und hierbei sowohl die zwischen Hornblatt und Augenblase gelegene dünne Mesodermaschicht als auch die Vorderwand der primitiven Augenblase vor sich her treibt. Der Hohlzapfen des Hornblatts öffnet sich ursprünglich frei nach aufsen, schnürt sich später aber durch Verwachsung seiner Mündung von dem oberflächlichen Zellüberzug vollständig ab. Indem seine Höhlung weiterhin durch Wucherung der wandständigen Zellen nach und nach ausgefüllt wird, entsteht aus der nunmehr durch und durch soliden, aus epithelähnlichen Zellen zusammengesetzten Kugel die Linse, während aus der von ihm eingestülpten und ihn bald allseitig umwuchernden Mesodermaschicht die Linsenkapsel hervorgeht. Infolge der eben geschilderten Wachstumsvorgänge hat nun aber auch, wie bereits angedeutet, die äufsere Erscheinung

[1] Vgl. KOELLIKER, *Entwicklungsgeschichte.* 2. Aufl. p. 685 u. fg.

der primitiven Augenblase eine erhebliche Umgestaltung erfahren und sich durch die Einstülpung ihrer vorderen Wand von seiten der Linse in einen doppelwandigen Napf verwandelt, dessen nach vorn offene Höhlung den Namen der sekundären Augenblase erhalten hat und einesteils die Linse, andernteils eine von unten und aufsen zwischen letztere und die konkave Bodenfläche eingedrungene Fortsetzung der aus dem Mesoderm entstandenen Kopfplatten, die erste Anlage des Glaskörpers, umschliefst. Die konkave Innenwand der sekundären, d. i. die früher konvexe Vorderwand der primitiven Augenblase, wird nach Remaks öfters bestätigter Angabe zur Retina, die konvexe Aufsenwand, d. i. die hintere Hälfte der primitiven Augenblase, liefert die Pigmentschicht der Retina, die *membrana pigmenti*, nicht jedoch, wie Remak glaubte, zugleich auch die gesamte Chorioidea, deren gefäfshaltiges Bindegewebe vielmehr zweifellos den Kopfplatten des Mesoderms entstammt. Innen- und Aufsenwand der sekundären Augenblase setzen sich ferner beide als *pars retinalis iridis* auf die hintere Fläche der aus dem chorioidealen Bindegewebe rings in den Spalt der vorderen Augenkammer hervorsprossenden Iris fort[1]. Aus der ersteren entsteht daselbst die vordere Lage pigmentierter radiär gestellter Spindelzellen, welche so lange Zeit hindurch fälschlich als *Dilatator pupillae* beschrieben worden sind, aus der zweiten die altbekannte hinterste Lage polygonaler pigmentierter Pflasterepithelien. Bezüglich der Spalte, durch welche sich das Mesoderm zwischen Retina und Linse einschiebt, wäre zu bemerken, dafs dieselbe der Regel nach durch Abschnürung verschlossen wird, ausnahmsweise aber auch im ausgebildeten Auge des Erwachsenen sichtbar bleibt und dann als *coloboma iridis retinae* bezeichnet zu werden pflegt. Was die noch übrigen histologischen Bestandteile des Bulbus betrifft, so lagert sich die Sclerotica von aufsen auf die Wand der sekundären Augenblase ab und bildet durch Verschmelzung ihrer vorderen Partie mit dem Hornblatte die Cornea. Ganz kurz knüpfen wir hier endlich an die Entwickelungsgeschichte des Auges einige Mitteilungen über die Bildung des inneren Gehörorgans[2] an. Die erste Anlage desselben besteht aus einem Bläschen, dem Gehörbläschen (Labyrinthblase), welches zur Seite der dritten Gehirnblase an der Oberfläche des Embryokopfs erscheint. Dieses Bläschen, welches Bischoff für ein Gebilde seines animalen Keimblatts ansah, Reissner in Reicherts Sinn als eine Einbuchtung der aus dem *stratum intermedium* hervorgegangenen Cutis deutete und nur anfänglich von der Umhüllungshaut ausgekleidet sein liefs, entsteht, wie Remak zuerst richtig erkannt hat, analog der Linse durch eine Einstülpung des Hornblatts und stellt ausschliefslich die Anlage der Epithelialauskleidung des Labyrinths (Schnecke, Vorhof und halbzirkelförmige Kanäle) dar, während die häutigen und knöchernen Wandungen des Labyrinths nachträglich aus den Kopfplatten des Mesoderms hervorwachsen, der Gehörnerv aber nach den Ermittelungen von Koelliker[3] beim Hühnchen und beim Kaninchen aus dem Hinterhirn hervorsprofst und erst sekundär mit der Labyrinthblase verschmilzt.

Das mittlere Keimblatt scheidet sich, wie wir sahen, in die Urwirbel- und die Seitenplatten. Die Bestimmungen der Urwirbelplatten sind mannigfacher Art. Sie zerfallen mit Ausnahme ihres am Kopfende befindlichen, mit den Seitenplatten zu den Kopfplatten verschmolzenen Teils der ganzen Länge nach in kubische, durch schmale helle Zwischenräume getrennte, innerlich hohl

---

[1] Schwalbe, *Lehrb. d. Anat. d. Sinnesorgane.* 1. Lieferung. Erlangen 1883. p. 201.

[2] Vgl. Bischoff, *Entwicklungsgesch. des Kanincheneies.* Taf. XV. Fig. 63 *i*, 64 *d*, 65 *g*, *Entwicklungsgesch. d. Hundeeies.* Fig. 37 *B C*, 38 *D E*, 41 *B C*, 42 *B C*. — Ecker, *Icon. physiolog.* Taf. XXV. u. XXVI. — Reissner, *De auric. intern. format.* Dissert. Dorpat. 1851. — Remak, a. a. O. — A. Boettcher, *Verhdl. d. Kais. Leop.-Carol. Akademie d. Naturf.* 1870. Bd. XXXV. — Schenk, *Lehrb. d. vergl. Embryol. d. Wirbelthiere.* Wien 1874. p. 47.

[3] Koelliker, *Entwicklungsgeschichte.* 2. Aufl. p. 609, 612 u. 705.

erscheinende Abschnitte, die Urwirbel, welche indessen durchaus nicht etwa ausschliefslich die Grundlagen der bleibenden Wirbel sind, wie die folgende in den meisten Punkten schon von REMAK festgestellte Skizzierung ihres Schicksals darthut. Die kubischen Urwirbelstücke wachsen mit ihren inneren Abteilungen an der Aufsenseite des Medullarrohrs nach dem Rücken des Embryo in die Höhe, während die inneren unteren Kanten nach innen zu hervorwachsen und sich in zwei Platten spalten, welche mit denen der andren Seite zusammenfliefsend die Chorda umwachsen und so die Grundlage der eigentlichen Wirbelkörpersäule bilden. Von derselben Kante des Urwirbels wuchert in die Urwirbelsäule hinein ein undurchsichtiger Kern, der Wirbelkern, welcher mit der unteren (Bauch-) und inneren (Medullarrohr-) Wand des Urwirbels verschmilzt und dann durch eine Spalte von der Rückenwand des Urwirbels getrennt erscheint. Letztere bezeichnet REMAK als Rückentafel oder Muskelplatte der Wirbelkernmasse gegenüber. Die inneren oberen Kanten der Urwirbel wuchern in gleicher Weise wie die inneren unteren Kanten, nach innen und vereinigen sich mit denen der andren Seite über dem Medullarrohr, welches dadurch von dem Hornblatt vollständig geschieden wird. Die von den beiderseitigen Urwirbeln gebildete Schicht, welche oberhalb des Medullarrohrs zwischen ihm und dem Hornblatt auf diese Weise sich einschaltet, heifst die obere Vereinigungshaut (RATHKE, REMAK). Aus der Rückentafel entwickeln sich nach REMAK, die Zwischenwirbelmuskeln und, wie er noch unentschieden liefs, KOELLIKER aber für zweifellos ansieht, auch die Rückenmuskeln. Was die Verwendung der Wirbelkernmasse anbelangt, so liefert dieselbe jedenfalls den Wirbelbogen nebst der Rippenanlage; der ferneren Angabe REMAKS aber, dafs der schon verhältnismäfsig früh am vorderen, d. i. am Kopfende jeder Urwirbelkernmasse zugleich mit seinem Ganglion erscheinende Spinalnerv ebenfalls ein Produkt der letzteren sei, wird durch die übereinstimmenden Erfahrungen von HIS, HENSEN, BALFOUR und KOELLIKER[1], nach welchen die erwähnten Nervenbildungen als Abschnürungen beziehentlich Auswüchse aus dem embryonalen Medullarrohr hervorgehen, widersprochen. Aus den um die Chorda vereinigten beiderseitigen Verlängerungen der Urwirbel, den primitiven Wirbelkörpern, entwickeln sich die Wirbelkörper und Zwischenwirbelscheiben; aber nach REMAK nicht, wie man erwarten sollte, aus je einem solchen zwei gegenüberliegenden Urwirbeln angehörigen primitiven Wirbelkörper ein bleibender Wirbel, sondern es trennt sich jeder primitive Wirbelkörper in der Mitte in eine Kopf- und Schwanzhälfte quer durch, während die ursprünglichen Grenzflächen der primitiven Wirbelkörper untereinander verschmelzen,

[1] HIS, *Unters. üb. d. erste Anlage d. Wirbelthierleibes*. Leipzig 1868. p. 117. — HENSEN, *Ztschr. f. Anat. u. Entwicklungsgesch.* 1867. Bd. I. p. 375. — BALFOUR, *Quarterly Journ. of microscopical science*. October 1874. — KOELLIKER, *Entwicklungsgesch.* 2. Aufl. p. 600 u. fg.

so dafs der bleibende Wirbelkörper (sekundäre Wirbelkörper Remaks) aus der verschmolzenen hinteren Hälfte des einen und der vorderen Hälfte des nächstunteren primären Wirbelkörpers besteht. Auf die Entwickelungsgeschichte der Schädelgrundlage können wir hier nicht eingehen. Die den Seitenplatten entstammenden Embryonalgebilde sind zahlreich, der Vorgang ihrer Abgliederung aber aufserordentlich einfach nach Remaks trefflichen Untersuchungen. Wir deuten die Schicksale der Seitenplatten nur an, die wichtigsten Umwandlungen derselben kommen im folgenden besonders zur Sprache und werden dort durch Abbildungen verdeutlicht werden. Die Seitenplatten spalten sich in der ganzen Länge des Rumpfs (mit Ausnahme eines Teils der Kopfplatten) in zwei übereinander liegende Schichten, eine obere an das Hornblatt sich anlegende, und eine untere dem Drüsenblatt anliegende. Die obere, welche Remak Hautplatte benennt, entspricht teilweise im Verein mit dem ihr anliegenden Teil des Hornblatts Bischoffs Visceralplatte. Sie bildet die Grundlage der Hautwandung und der serösen Auskleidung der Rumpfhöhle, nicht jedoch der gesamten Rumpfwandung, indem die Nerven derselben aus dem Medullarrohre, die Knochen und Muskeln dagegen aus den Urwirbeln hervorsprossen und durch ihr Hineinwachsen in die Seitenplatten eine Sonderung derselben in eine äufsere Schicht, die Unterhaut, und eine innere Schicht, die seröse Auskleidung der Rumpfhöhle bewirken. Die Extremitäten bilden sich als Auswüchse der Rumpfwandung; ob aber ihr ganzer Bewegungsapparat, Knochen, Muskeln und Nerven aus den Hautplatten hervorgeht oder nicht, vielmehr wie derjenige der Rumpfwandung teils aus den Urwirbeln teils aus dem Medullarrohre hervorwuchert, ist noch ungewifs. Die untere durch Spaltung der Seitenplatten gebildete, mit dem Drüsenblatt verbundene Schicht hat von Remak den Namen Darmfaserplatte erhalten, weil sie in die äufsere Faserwand des Darmrohrs und der von diesem sich durch Ausstülpung abgliedernden Anhangsdrüsen (Lungen, Leber, Pankreas u. s. w.) sich umwandelt. Sie entspricht gröfstenteils dem Pander-Baer-Bischoffschen Gefäfsblatt, wie aus dem folgenden deutlich einleuchten wird. Die Spalte zwischen den beiden Schichten der Seitenplatten, den Darmfaser- und Hautplatten, das sogenannte Cölom, stellt die Anlage der Pleura- und Peritonealhöhle dar. An dem inneren, an die Urwirbelgebilde grenzenden Rand der Seitenplatten hängen ihre beiden Schichten zusammen; die Seitenplatten beider Seiten vereinigen sich später in der Mittellinie des Körpers vor der Urwirbelsäule mit eben den Rändern, an denen ihre beiden Schichten zusammenhängen. Aus ihrer Vereinigung bilden sich die sogenannten Mittelplatten Remaks, aus denen das Mesenterium, aber auch die Urnieren, der Keimdrüsenapparat und die Milz hervorgehen. Diese

kurzen Andeutungen mögen genügen, die wesentliche Bestimmung der zuerst aus den Embryonalpartien der beiden oberen Keimblätter sich gestaltenden Uranlagen zu definieren. Das Entoderm erleidet im Anfang keinerlei Veränderung, es folgt den Darmfaserplatten bei deren Ablösung von den Hautplatten, und bleibt mit denselben innig verbunden. Die Schicksale der peripherischen extraembryonalen Partien der Keimblätter kommen im folgenden zur Sprache.

Der außerordentlich wichtige Vorgang der Spaltung der Seitenwände der Rumpfanlage, REMAKS Seitenplatten, ist zuerst von REMAK richtig aufgefaßt und in seiner Bedeutung für den Entwickelungsplan gewürdigt worden. Der Vorgang selbst war, wie auch REMAK hervorhebt, bereits WOLFF und v. BAER bekannt. WOLFF bezeichnet die zu beiden Seiten des Medullarrohrs und der Urwirbelsäule erscheinenden verdickten Streifen als Bauchstreifen, v. BAER als Bauchplatten. Beide beschreiben den Spaltungsprozeß. WOLFF irrte nur darin, daß er den Zusammenhang der oberen und unteren Schicht (REMAKS Haut- und Darmfaserplatten) an der inneren Grenze und die Entstehung der Mittelplatten aus diesem Teil übersah, erkannte dagegen ganz richtig die Rolle der unteren Schicht bei der Darmbildung, von der weiter unten die Rede sein wird. v. BAER hat den Spaltungsprozeß und seine Bedeutung fast in allen Beziehungen richtig erkannt oder vermutet. Er erkannte, daß die untere Platte aus zwei Lagen, dem Schleimblatt und der äußeren von ihm mit PANDERS Gefäßblatt identifizierten Lage besteht; er erklärte ferner, daß auch in der oberen Schicht eine deutliche Trennung in zwei Lagen, in eine dem serösen Blatt angehörende Oberhaut und eine eigentliche Bauchplatte, die Grundlage der Muskel-Knochen-Nervenwand des Rumpfs, stattfindet, und vermutete ganz richtig, daß diese eigentliche Bauchplatte vielleicht von Anfang an ein Teil des Gefäßblatts, d. i. des mittleren Keimblatts, wäre. REMAK hebt mit Recht hervor, daß es unbegreiflich sei, wie v. BAER trotz dieser richtigen Beobachtungen das PANDERsche Keimblattschema habe aufrecht erhalten und das obere seröse Blatt als Grundlage des animalen Teils des Embryo betrachten können. BISCHOFF hat diese Spaltung vollständig übersehen und betrachtet die Bildung der äußeren Wand des Darmrohrs nur als eine Ablösung des PANDERschen Gefäßblatts vom animalen Blatt, aus welchem die Rumpfwand von ihrer Oberhaut bis zu ihrer serösen Auskleidung entstehen soll. Dagegen ist von REICHERT der Spaltungsprozeß ebenfalls richtig beobachtet, als Ablösung einer unteren Schicht seiner *membrana intermedia* von einer oberen, die er Amnionplatte nennt, beschrieben, die Vereinigung der oberen Schicht mit der oberen Keimhaut jedoch insofern falsch gedeutet worden, als er die Bildung der Oberhaut aus letzterer leugnet.[1]

§ 185.

Abschnürung des Embryo von der Keimblase, Bildung der Rumpfhöhle und des Darmrohrs. Das Ergebnis, zu welchem alle bisher beschriebenen Entwickelungsvorgänge geführt haben, war die Herstellung einer im ganzen sohlenförmigen Verdickungszone des äußeren und mittleren Keimblatts. Die nächste wichtige

[1] Vgl. die krit. Zusammenstellung der älteren Beobachtungen bei REMAK, *Unters. über die Entwickelung d. Wirbelthiere.* Berlin 1851—55. p. 31.

Veränderung, welche im Bereich dieser Zone zur Erscheinung gelangt und zum ersten mal eine scharfe Trennung zwischen dem eigentlichen Embryo und dem extraembryonalen Rest des Keimblasenumfangs zuwege bringt, ist die Abschnürung des Embryo von der Keimblase und die dadurch vermittelte Bildung einer Rumpfhöhle, Visceralhöhle. Es erfolgt diese Abschnürung dadurch, daſs die aus den drei Keimblättern (*e m i* Fig. 227) zusammengesetzten Randteile der eigentlichen Embryonalanlage sich nach der Bauchseite derselben umbiegen, unterhalb gegeneinander neigen und schlieſslich miteinander verwachsen, und zwar zunächst am vorderen und hinteren Ende, später auch an den Seiten, wie beifolgende schematische Längsdurchschnitte von Kanincheneiern erläutern. Während vorher, wie Fig. 227 *I* andeutet, das durch die Hirnblasen bezeichnete Kopfende *a* sowohl als auch das Schwanzende *b* unmittelbar in die Ebene des peripherischen Teils der Keimblase übergehen, der Durchschnitt des inneren Keimblatts *i* einen Kreisabschnitt darstellt, findet man jetzt, wie Fig. 227 *II* darlegt, beide Körperenden über die Ebene der Keimblase hervorragend, gleichsam über dieselbe hinweggehoben, so daſs die Übergangsstellen beider Enden in die Keimblase unter dem Embryo sich befinden und nach der Mitte zu eingerückt erscheinen. Hierdurch wird unter dem Kopfende des Embryo eine sackförmige Höhlung *c* gebildet, eine gleiche, aber weniger tiefe, *p*, unter dem Schwanzende. Betrachtet man jetzt den Embryo (Fig. 228) von der Bauchseite, so gleicht er einem Schuh, dessen Sohle, die Unterseite der Rückenwand, nur in dem mittleren Teil zwischen *a* und *b* frei sichtbar ist, während am vorderen und hinteren Ende eine durch die Umbiegung gebildete Vorderwand (vorn mit einem Teil der vordersten Hirnblase) dem Auge sich darstellt. Bei *a* und *b* (*d* und *f* Fig. 227 *II*) befinden sich die Eingänge in die so gebildeten Anfänge der Visceralhöhle; der Eingang bei *a* heiſst der obere Eingang in die Visceralhöhle (v. Baer) oder *fovea cardiaca* (Wolff), der bei *b* der untere Eingang oder *foveola posterior*.

Fig. 227.

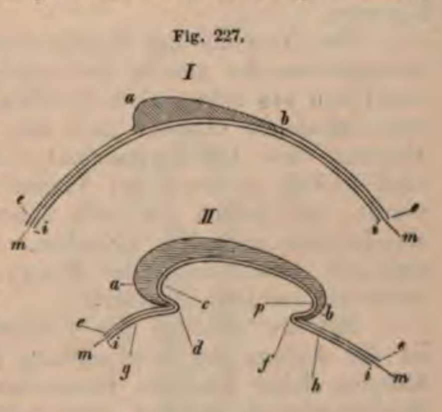


Fig. 228.

Das vegetative Blatt tapeziert die Innenfläche dieser Visceralhöhle glatt aus und geht rings an den Rändern der Einschnürung in den peripherischen Teil der Keimblase kontinuierlich über.

Die Abschnürung des Embryo von der Keimblase nimmt nun unter wesentlichen anderweitigen Veränderungen des ersteren sowohl als auch der letzteren mehr und mehr zu, es krümmen sich auch die Seitenränder des Embryo um und reduzieren so endlich die weite offene Mündung der Visceralhöhle zu einer kleinen Öffnung, der Nabelöffnung, auf deren Verhalten wir noch zurückkommen.

Der Vorgang der Abschnürung ist bei allen Säugetieren im wesentlichen der gleiche und erfolgt, wie die direkte Untersuchung von Eiern aus sehr frühen Entwickelungsepochen ergeben hat[1], auch beim Menschen offenbar nach den nämlichen Prinzipien. Zeit des Beginns und Geschwindigkeit des in Rede stehenden Vorgangs sind freilich je nach der Tierart aufserordentlich verschieden, es würde uns jedoch zu weit führen, wollten wir auf diese Abweichungen spezieller eingehen. Wir bemerken nur ganz kurz, dafs die Abschnürung des Embryo nach BISCHOFF ganz besonders frühzeitig im Rehei auftritt.

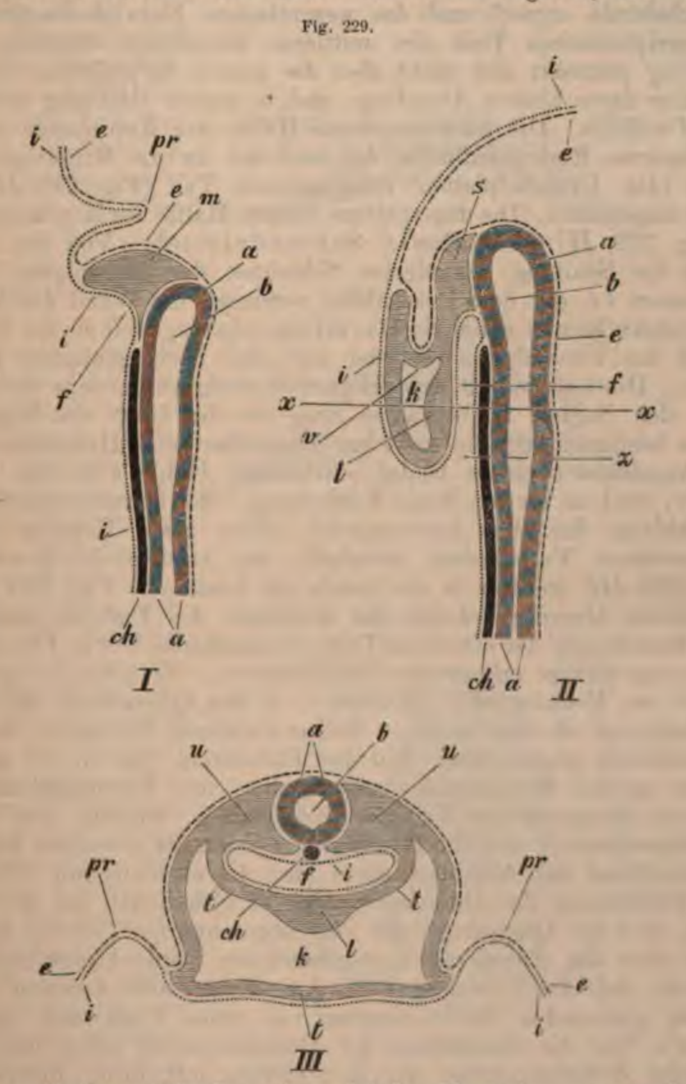
Mit der Bildung des vordersten Abschnitts der Rumpfhöhle ist der Anfang der Abgliederung eines **Darmrohrs** gegeben; wir knüpfen daher hier die Betrachtung der weiteren Ausbildung des Nahrungskanals an und zwar mit Übergehung der älteren längst verlassenen Darstellungen PANDERS und BISCHOFFS in genauem Anschlufs an REMAK und seine Nachfolger.[2] Wir verliefsen, wie die Durchschnitte p. 646 lehren, den Embryo als schwache Verdickung der oberen beiden Keimblätter, bestehend aus dem Medullarrohr des äufseren Blatts, der Chorda, den Urwirbelplatten und den daran grenzenden Seitenplatten des mittleren Keimblatts. Noch ehe das Medullarrohr in seiner ganzen Länge geschlossen ist, krümmen sich, wie der schematische Längendurchschnitt des embryonalen Kopfendes (Fig. 229 *I*) veranschaulicht, alle drei Keimblätter (*e*, *m*, *i*) des Kaninchens oberhalb der Gehirnanlage *b* rück- und bauchwärts, während gleichzeitig im extraembryonalen Keimabschnitt, den Kopf im Halbkreis umspannend, eine Falte (*pr*) sich erhebt, welche wir später als ED. V. BENEDENS **Proamnion** näher kennen lernen und von welcher wir erfahren werden, dafs an der Bildung derselben nur Ento- und Ektoderm mit Ausschlufs des Mesoderms beteiligt sind. Die aus der hakenförmigen Beugung des embryonalen Vorderstücks hervorgehende gegen die Höhle der Keimblase sich öffnende Bucht (*f*) entspricht WOLFFS *fovea cardiaca*, REICHERTS Kopfvisceralhöhle; REMAK nennt sie **Kopfdarmhöhle**. Sie ist die erste Anlage der **Schlundhöhle und des Darmkanals bis zur Einmündung des Gallen- und Pankreasgangs in das Duodenum**, sowie der als

[1] Vgl. die Abbild. eines Eies aus der dritten Schwangerschaftswoche bei ECKER, *Icon. physiol.* etc. Taf. XXV. Fig. 5.

[2] REMAK, a. a. O. — Vgl. ferner A. GOETTE, *Beitr. z. Entwicklungsgesch. d. Darmkanals im Hühnchen.* Tübingen 1867. — KOELLIKER, *Entwicklungsgesch.* etc. p. 111, 152, 180, 249, 286

Ausbuchtungen des Vorderdarms entstehenden Drüsen (Schilddrüse Thymus, Lunge, Leber, Pankreas). Fig. 229 *II* stellt die Kopfdarmhöhle auf der nächsten Stufe ihrer Ausbildung dar, auf welcher

Fig. 229.

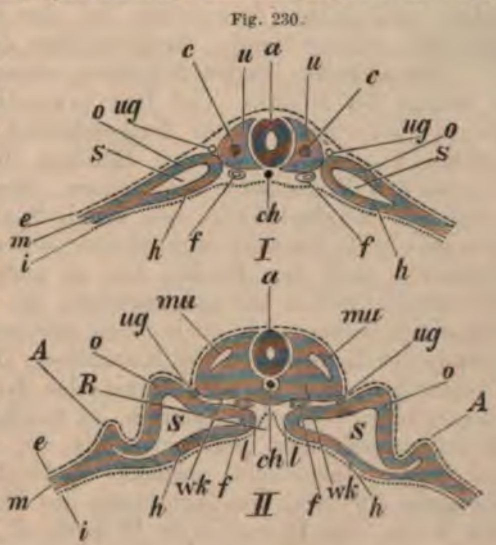


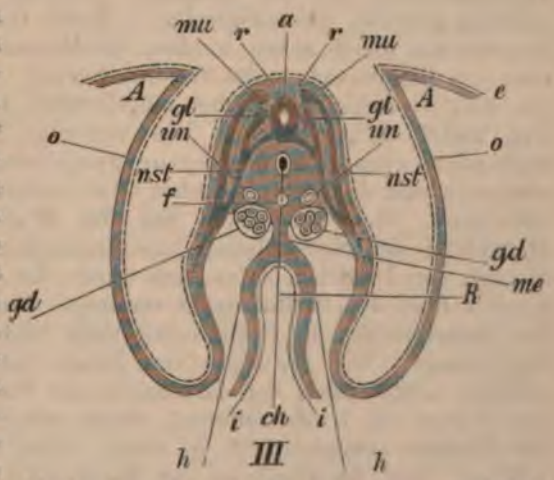
bereits mit ihren Wänden eine wichtige Veränderung vor sich gegangen ist. Die Kopfdarmhöhle hat sich durch fortgesetzte Einbeugung der Kopfplatten und der entsprechenden Teile des Horn- und Drüsenblatts (Entoderms) beträchtlich nach der Mitte des Embryo zu verlängert, ihr Eingang *z* (vordere Darmpforte) befindet sich

bereits unterhalb der hintersten Gehirnblase. Mit dieser Verlängerung ist in dem umgebogenen Teil der Kopfplatten *n* eine Spaltung eingetreten, welche später auch die ganzen Seitenplatten längs der Urwirbelsäule ergreift und das wesentlichste Entwickelungsmoment des peripherischen Teils des mittleren Keimblatts darstellt. Die Spaltung erstreckt sich nicht über die ganzen Kopfplatten, sondern nur über deren hintere Abteilung, und in querer Richtung nicht bis zur Mittellinie. Die ganze vorderste Hälfte der Kopfplatten und in der hinteren Embryonalhälfte der zunächst an die Mittellinie grenzende (den Urwirbelplatten) entsprechende Teil (Fig. 229 *III u u*) bleibt ungespalten. Die ungespaltene vordere Hälfte des Kopfmesoderms (*s* Fig. 229 *II*) nennt Remak Schlundplatten. Von den beiden durch die Spaltung gesonderten Schichten der Kopfplatten bildet die innere *t t*, mit dem Drüsenblatt vereinigt, die Wand des Vorderdarmrohrs; Remak nennt sie Darmfaserplatte, weil sie die faserige Wand des Vorderdarms und der aus ihm hervorgehenden Drüsen bildet. Die äufsere mit dem Hornblatt innig verbundene Schicht *v* führt den Namen Halsplatte, weil sie die Haut des Halses zu bilden bestimmt ist, die zwischen Darmfaser- und Halsplatte durch das Auseinanderweichen beider entstandene Höhle *k* ist die Herzhöhle, weil in ihr aus einer Verdickung *l* der Darmfaserplatte (des Gefäfsblatts) das Herz hervorsprofst. Eine klare Einsicht in die besprochenen Verhältnisse verschafft der beistehende Querschnitt Fig. 229 *III*, welcher in der durch die Linie *x x* Fig. 229 *II* angedeuteten Querebene durch das Kopfende des Embryo gelegt ist. Die Bezeichnung der einzelnen Teile ist die gleiche wie in Fig. 229 *II*, daher nur wenige erläuternde Bemerkungen. Es stellt *a* den Querschnitt des Medullarrohrs (Mittelhirn), *b* den Querschnitt der Höhle des letzteren, *ch* die Chorda, *e* das umkleidende Hornblatt, den vom Medullarrohr abgetrennten Teil des Ektoderms, dar; *u* ist der zunächst an das Medullarrohr angrenzende, den Urwirbelplatten des Rückens entsprechende Teil der Kopfplatten, welcher sich in die Darmfaserplatte *t* und die Hautplatte *v* jederseits gespalten hat; am unteren Rand der Abbildung sieht man die ebenfalls mit *t* bezeichnete Fortsetzung der Darmfaserplatte; in *k* erkennen wir die Herzhöhle, in *f* den Querschnitt der vom abgeschnürten Teil des Drüsenblatts oder des Entoderms *i* ausgekleideten Vorderdarmhöhle. Man bemerkt, dafs der Vorderdarm mit Ausnahme seiner dorsalen an die Chorda grenzenden Partie ringsum von seiner Faserwand umgeben ist; wie hier die Schliefsung der Darmfaserwand durch die nachträgliche Nahtvereinigung der Kopfplatten mit ihren inneren der Chorda zugekehrten Rändern zustande kommt, werden wir sogleich erfahren. Wir wenden uns nämlich, nachdem wir die Rumpfhöhlen- und Darmbildung am Vorderende des Embryo betrachtet haben, zur Schilderung dieser Verhältnisse am Rückenteil des Embryo mit Hilfe der Figuren 230 *I-III*, welche den Querschnitt des Embryo

in drei aufeinanderfolgenden Stadien darstellen und sich an die p. 655 nach Remak gegebenen drei Durchschnitte anreihen. In Fig. 230 *I* sieht man das vollständig geschlossene Medullarrohr *a*, darunter die Chorda *ch*, die Urwirbel *u* bereits in der p. 650 beschriebenen Entwickelung begriffen, den Wirbelkern *c* in der Entstehung, die unteren inneren Kanten aber noch nicht um die Chorda herumgewachsen, zwischen Urwirbeln und Seitenplatten bereits die Urnierengänge *ug*, unterhalb der Urwirbel die beiden primitiven Aorten *f* (s. den folgenden Paragraphen) angelegt. Die wichtigste uns hier interessierende Veränderung ist die eingetretene Spaltung der Seitenplatten in zwei an den inneren und äufseren Rändern noch zusammenhängende Schichten, welche mit den aus der Spaltung der Kopfplatten hervorgegangenen Schichten vollkommen homolog sind. Die obere dieser Schichten *o* hat von Remak den Namen Hautplatte (oder Rippenhautplatte), die untere *h* den Namen Darmfaserplatte erhalten. Die obere Hautplatte bleibt mit dem sie überziehenden Hornblatt des Ektoderms *e* innig vereinigt; nachdem später auf die schon früher angedeutete, aus Fig. 230 *III* ersichtliche Weise die peripherischen Fortsetzungen der Urwirbel, Rippen und Stammesmuskulatur zusammen mit den Spinalnerven in diese Hautplatte hineingewachsen sind, bildet ihre

Fig. 230.





äufsere Lage die Cutis der Rumpfwand, ihre innere Schicht die seröse Auskleidung derselben. Die untere Darmfaserplatte *h* bleibt mit dem sie innerlich überziehenden Drüsenblatt *i* innig vereinigt, und bildet, wie schon bei der identischen Schicht der Kopfplatten erörtert wurde, die Grundlage der Faserhaut des Darmrohrs. Die zwischen beiden Schichten entstandene Spalte *S* ist die erste Anlage der Pleura- und Peritonealhöhle. In Fig. 230 *II* sehen wir alle Teile weiter fortgeschritten. Die Urwirbel haben mit ihren unteren und inneren Rändern die Chorda zur Bildung der bleibenden Wirbelsäule umwachsen, ihre obere äufsere Schicht hat sich als Muskelplatte *mu* durch Spaltung von der Wirbelkernmasse *w k* getrennt, ihre oberen inneren Ränder beginnen das Medullarrohr nach dem Rücken hin zu umwachsen. Die Pleura-Peritonealhöhle *S* hat sich erweitert; die Hautplatten *o* mit ihrem Hornüberzug haben sich nach innen herumgekrümmt (seitliche Abschnürung des Embryo von der Keimblase); die Darmfaserplatten sind einander nach der Mittellinie des Körpers entgegengebogen, die Innenränder *l* der Seitenplatten, an welchen die beiden Schichten noch zusammenhängen, sind ebenfalls vor der Unterseite der Urwirbel näher aneinander gerückt, dadurch hat sich längs der Wirbelsäule eine von dem Achsenteil des Drüsenblatts ausgekleidete seichte Rinne, die Darmrinne Wolffs, *R*, gebildet. Die an diese Darmrinne anstofsenden Innenränder der Seitenplatten *l*, welche die Darmfaserplatte mit der Hautplatte verbinden, hat Remak Mittelplatten genannt. Sie entsprechen v. Baers Gekrösplatten, insofern sie, wie wir gleich sehen werden, das Mesenterium bilden; es gehen aber aus ihnen noch andre Gebilde hervor. In Fig. 230 *III* treffen wir nun wiederum die vorher eingeleiteten Veränderungen beträchtlich weiter fortgeschritten. Die bleibende Wirbelsäule ist bereits vorhanden, ebenso ist das Spinalganglion *gl* mit den Nervenwurzeln und dem peripherischen Nervenstamm *nst* schon deutlich entwickelt; diese Teile sind mit der Muskelplatte *mu* in die Hautplatte der Seitenplatten hineingewachsen, die inneren oberen Kanten der Urwirbel haben sich durch die obere Vereinigungshaut *r* über dem Medullarrohr vereinigt. Das Resultat der Spaltung der Seitenplatten, die Bestimmung ihrer beiden Schichten liegt jetzt klar zutage. Die Hautplatten haben sich mit ihrem Hornblattüberzug weiter nach der Bauchseite des Embryo herumgekrümmt, der Nabel, d. h. die Öffnung, durch welche die Bauchhöhle mit der Eihöhle kommuniziert, ist daher schon beträchtlich verkleinert. Dadurch dafs die Spaltung der Seitenplatten ihren äufseren Rand überschritten hat, auch auf den extraembryonalen Teil des mittleren Keimblatts übergegangen ist (ein Vorgang, auf den wir bei der Erörterung der Amnionbildung zurückkommen), ist die Pleura-Peritonealhöhle nach dem Nabel zu geöffnet. Die Darmfaserplatten *hh* haben sich mit ihren äufseren Rändern von den Hautplatten ganz

entfernt und um die Darmrinne zu einem Rohr *R* zusammengeneigt, welches nach unten durch den *ductus vitello-intestinalis* mit der Keimblase (Nabelblase) kommuniziert. Das Drüsenblatt *i* kleidet das fertige Darmrohr aus und geht durch den *ductus vitello-intestinalis* in die Nabelblase über, welche aus dem peripherischen Teil dieses Blatts und der Darmfaserplatte (Gefäſsblatt) besteht. Die Darmfaserplatten haben sich aber auch auf der oberen, der Wirbelsäule zugekehrten Seite des Darms vereinigt, so daſs die Darmfaserwand oben geschlossen ist. Diese Vereinigung geht mit der Bildung eines Mesenteriums *me* Hand in Hand; durch das Zusammenstoſsen der Darmfaserplatten in der Mitte gelangen die als Mittelplatten (*l* Fig. 230 *II*) bezeichneten Innenränder der ursprünglichen Seitenplatten miteinander in Berührung und bilden auſser dem Mesenterium *me* die Grundlage für die Urnieren *un* und die Geschlechtsdrüsen *gd*, deren Anlagen in dem Durchschnitt sichtbar sind. Mit dieser Vereinigung der Mittelplatten ist ferner die Verschmelzung der beiden primitiven Aorten (*f* Fig. 230 *II*) zu der einheitlichen bleibenden Aorta (*f* Fig. 230 *III*) verbunden. Auf diese einfache, in allen Punkten verständliche Weise wird nach REMAK Rumpfwandung und Darmkanal geschaffen; eine ursprüngliche einfache Anlage, die Seitenplatten des mittleren Keimblatts, spaltet sich in eine für die Bildung des Leibrohrs und eine für die Bildung des Darmrohrs bestimmte Schicht.

Anhangsweise lassen wir eine kurze Skizze der weiteren Ausbildung des Darmkanals, insbesondere der Bildungsgeschichte derjenigen Drüsen folgen, welche sich von dem einfachen Darmrohr durch Ausbuchtung seiner Wandung abgliedern, der Lungen, der Leber, des Pankreas und der Nieren. Die ersten drei erscheinen in ihrer frühesten Anlage als Ausbuchtungen des Darmrohrs, bestehen demnach ursprünglich aus denselben zwei Lagen wie dieses, d. h. des Gefäſsblatts und des vegetativen Blatts nach v. BAER und BISCHOFF, der Darmfaserplatten und des Drüsenblatts nach REMAK.[1] Die Lungen entstehen, wie zuerst v. BAER beobachtete, als einfache Verdickung in der dem Herzen zugekehrten Wandfläche des Vorderdarms, und diese Verdickung teilt sich erst in zwei hohle Höcker, deren enger in den Darm mündender, hinten blind endigender Kanal von einer Fortsetzung des Entoderms oder Drüsenblatts ausgekleidet ist. Dieser in die Höcker der Darmfaserplatten hineingewachsene Drüsenblattschlauch ist die Grundlage des zusammenhängenden Epithelrohrs der Bronchien und Lungenbläschen, die Masse der Darmfaserplatten die Grundlage des Bindegewebes der Knorpel und der Gefäſse der Lungen. Die weitere Entwickelung besteht darin, daſs der Entodermschlauch sich verästelt, seine Äste in das Parenchym der Darmfaserplatte hineintreibt und dasselbe mehr und mehr zerklüftet, bis endlich die an den Enden und Seitenwänden der Schlauchäste gebildeten Bläschen nur noch durch auſserordentlich dünne Parenchymreste voneinander geschieden werden. Die Bildung der Lungenlappen bei den Säugetieren geschieht durch Einfurchung der Auſsenwand (Darmfaserplatte) von der freien Oberfläche aus. Anfangs münden die beiden Drüsenblattschläuche gesondert nebeneinander in das Darmrohr, die Luftröhre bildet sich erst nachträglich durch Ausziehung der Darmrohrwand selbst. Die Uranlage der Leber besteht nach v. BAER,

[1] Vgl. BISCHOFF, *Entwicklungsgesch. des Hundeeies.* 1845. Taf. X. Fig. 41 *L, M.* — REMAK, *Unters. üb. d. Entwickl. d. Wirbelthiere.* Taf. VI. — KOELLIKER, *Entwicklungsgeschichte.* 2. Aufl. p. 857 u. fg.

Bischoff, Remak und Goette[1] aus zwei hohlen Auswüchsen der Bauchseite des Darmrohrs in der Gegend der vorderen Darmpforte; sie ragen daher nach Remak in die sogenannte Herzhöhle (*k* Fig. 229, *II* u. *III*. p. 655) hinein; Remak nennt dieselben primitive Lebergänge. Auch hier ist der die Höhlung auskleidende Drüsenblattschlauch die Grundlage des Drüsenzellenparenchyms; seine nächsten Umwandlungen bestehen aus einer fortschreitenden Verästelung und Verschmelzung der getriebenen Äste mit ihren Enden oder durch Queräste zu einem Netzwerk; später wird nach Remak die Vermehrung der Äste durch Längsspaltung hervorgebracht. Dann sollen nach Remaks Beobachtungen beim Kaninchen diese Lebercylinder sich an der ganzen Oberfläche mit kleinen zottenförmigen Auswüchsen, den sekundären Lebercylindern, bedecken und so jeder primitive Lebercylinder zu einem Leberläppchen sich umbilden. Die Gallenblase entsteht als blindsackartige Ausbuchtung des rechten Lebergangs. Das Pankreas entsteht ebenfalls zunächst als eine halbkugelige Ausbuchtung des Darmrohrs, welche an dessen Rückenwand ungefähr auf gleicher Höhe mit den Lebergängen sich bildet; die Drüsenblattauskleidung der anfangs kleinen Höhle verästelt sich baumförmig in die verdickte, von der Darmfaserplatte herrührende Wandung hinein und wird so zur Grundlage des Epithels der Drüsenbläschen und Drüsengänge, während die Gefäſse mit ihren Faserwänden aus der äuſseren Darmfaserplattenschicht hervorgehen. Die neuere embryologische Forschung hat dem Entwickelungsbilde der drei bisher genannten drüsigen Organe nichts Wesentliches hinzuzufügen vermocht[2], das Gegenteil ist der Fall hinsichtlich der vierten noch übrigen Drüsenart, der Nieren. Nach Remak sollten die Nieren ihrer frühesten Anlage nach als Ausbuchtungen der Kloake, d. i. des hinteren gemeinschaftlichen Endes des Urdarms und der Allantois, auftreten und wie ersteres aus einer Fortsetzung der Darmfaserplatte und einem in letztere eingesenkten Epithelialrohr, einer Fortsetzung des Entoderms, zusammengesetzt sein. Dem ist jedoch, wie Kupffer und Goette gezeigt haben[3], nicht so. Sowohl beim Hühnchen als auch bei Säugetieren sproſst die bleibende Niere aus dem Ausführungsgang der Urniere dicht oberhalb seiner Kloakenmündung hervor, trennt sich indessen bald von demselben ab, um sich nunmehr direkt mit der Kloake in offene Kommunikation zu setzen. Von dem Urnierengang oder Wolffschen Gang haben wir schon früher (p. 472) berichtet, daſs und wie er sich zu dem Wolffschen Körper, d. i. der Urniere, ausbildet. Hinzuzufügen ist jetzt dem dort gesagten, daſs er nach Koelliker[4] zweifellos aus dem Mesoderm, und zwar den Seitenplatten desselben, nicht aber, wie Hensen[5] meint, aus einer leistenförmigen Verdickung des Ektoderms hervorgeht. Anfänglich durchaus solid und von überall gleichartigem Bau verwandelt er sich späterhin in einen hohlen Gang, dessen Auſsenwand aus den embryonalen Zellen des Mesoderms, dessen innerer Überzug aus deutlichen Epithelzellen besteht. Ganz entsprechend ist denn auch die Ausbuchtung des Urnierengangs, welche zur bleibenden Niere wird, gebaut, und behält also die Remaksche Schilderung, abgesehen von der irrtümlichen Angabe über die primitive Abstammung der bleibenden Niere und über die Beteiligung des Entoderms an dem epithelialen Elemente derselben, von diesem Entwickelungsstadium an ihre Berechtigung. Das innere Epithelialrohr der Nierenanlage verästelt sich in Haupt- und Nebenäste, letztere schlängeln sich an ihren Enden (Rindensubstanz) und umwachsen die aus den äuſseren Zelllagen hervorgehenden Gefäſsknäuel, die Glomeruli. Sehr einfach endlich ist die Bildungsgeschichte des Magens. Derselbe erscheint als eine ursprünglich

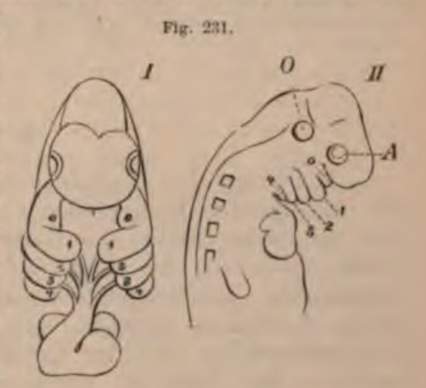
---

[1] v. Baer, Bischoff u. Remak, a. a. O. — Goette, *Beitr. zur Entwicklungsgesch. des Darmkanals im Hühnchen*. Tübingen 1867.
[2] Vgl. Koelliker, *Entwicklungsgesch.* 2. Aufl. p. 857 u. 883.
[3] C. Kupffer, *Arch. f. mikrosk. Anat.* 1865. Bd. I. p. 233; 1866. Bd. II. p. 473. — A. Goette, *Beitr. zur Entwicklungsgesch. des Darmkanals im Hühnchen*. Tübingen 1867.
[4] Koelliker, *Entwicklungsgesch.* 2. Aufl. p. 279 u. 280.
[5] Hensen, *Ztschr. f. Anat. u. Entwicklungsgesch.* 1876. Bd. I. p. 369 u. fg.

flaschenörmige Erweiterung des Vorderdarmrohrs, welche bald an ihrer hinteren Wand stärker ausgebuchtet wird und dann sich quer stellt.

An diese Skizzierung der wichtigsten drüsigen Organe der Leibeshöhle schliefst sich zweckmäfsig eine kurze Schilderung der Umwandlungen an, welche gewisse andre Teile des Embryo, die sogenannten Kiemen- oder Visceralbögen im Lauf der Entwickelung erleiden. Selbstverständlich kann hier nur das hauptsächlichste davon in groben Umrissen geboten werden, und müssen wir diejenigen, welche sich genauer unterrichten wollen, auf die öfters citierten allgemeinen Werke über Entwickelungsgeschichte und die unten verzeichneten klassischen Spezialabhandlungen verweisen.[1] Die sogenannten Kiemen- oder Visceralfortsätze werden als Schädelrippen aufgefafst; d. h. wie von allen aus den Belegmassen der *chorda dorsalis* (REMAKS Urwirbeln) hervorgegangenen Wirbeln sich paarige, nach vorn verlaufende Seitenfortsätze entwickeln, aus welchen bei den Brustwirbeln die Rippen entstehen, so strahlen Fortsätze auch vom obersten Halswirbel und von den das Vorderende der Chorda umlagernden Grundstücken der Schädelbasis aus, welche letzteren als die Homologa der Wirbel zu deuten sind, und diese Fortsätze sind eben die Visceral- oder Kiemenfortsätze, welche zu beiden Seiten der Schädelbasis aus den von REMAK als Schlundplatten bezeichneten Partien hervorwuchern, um in der vorderen Mittellinie des Embryo zusammenzutreffen und damit die Visceralbögen herzustellen, gerade so wie die Rippenfortsätze unter Bildung des Brustbeins zu Rippenbögen verwachsen. Die Spalten zwischen den Visceralbögen, die Schlund- oder Kiemenspalten, entstehen nach REMAK auf die Art, dafs rinnenförmige Ausstülpungen des Entoderms nach aufsen durchbrechen, längs ihres konvexen Gipfels auseinanderweichen und mit ihren beiden Hälften die Ränder der Spalten saumartig bekleiden. Die Zahl der Visceralfortsätze ist vier auf jeder Seite; sie bilden sich bald, nachdem die Abschnürung des Embryo von der Keimblase begonnen hat, und zwar so, dafs zuerst die vordersten gröfsten dicht hinter der vorderen umgebogenen Hirnblase gelegenen erscheinen, dann die zweitvorderen u. s. f. Man nannte sie ursprünglich Kiemenfortsätze, wegen ihrer auffallenden Analogie mit gleichen Fortsätzen beim Fischembryo, aus denen wirklich die bleibenden Kiemen entstehen; REICHERT nannte sie Visceralfortsätze, weil sie, nachdem sie zu Bögen vereinigt sind, den vordersten Teil der Visceralhöhle umschliefsen, wie die Rippen die Brusthöhle. Die nebenstehende Fig. 231 *I* stellt die Visceralfortsätze des Hundeembryo von vorn gesehen nach BISCHOFF dar, Fig. *II* dieselben bei einem menschlichen Embryo von der Seite gesehen (*O* Ohrbläschen, Anlage des inneren Gehörorgans zur Seite der dritten Hirnblase, *A* Auge). Die wunderbaren Metamorphosen dieser vier Visceralfortsatzpaare, beziehentlich der aus ihnen entstandenen Bögen sind nach REICHERTS Forschungen kurz folgende. Bevor die ersten Visceralfortsätze sich zu Bögen vereinigen, treibt jeder von ihnen nahe an der Ursprungszelle einen knopfartigen Fortsatz nach vorn und innen, den sogenannten Oberkieferfortsatz *o*, Fig. *II*. Durch die Schliefsung des ersten Visceralbogens wird zwischen ihm und der vorderen Hirnblase der obere Eingang

Fig. 231.



[1] REICHERT, *De arcubus sic dictis bronchialibus.* Berlin 1837; *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1837. p. 120, u. *Entwickelungsgesch. d. Kopfes der nackten Amphibien.* Königsberg 1838. — RATHKE, *Vierter Ber. über die natw. Sammlung zu Königsberg.* Königsberg 1839, u. *Entwicklungsgesch. d. Natter.* Königsberg 1839. — Bildliche Darstellungen s. in d. cit. Abhdl. BISCHOFFS u. in ECKERS *Icon. physiol.*

in die Visceralhöhle, welcher sich später in Mund- und Naseneingang scheidet, abgegrenzt. Der Visceralbogen sowohl wie seine beiden Oberkieferfortsätze überkleiden sich jetzt äufserlich mit neuen Anlagerungen, einer „Belegmasse." Die Belegmasse des Oberkieferfortsatzes wandelt sich in den Kieferkörper und das Jochbein um, der Oberkieferfortsatz selbst ist das *os palatinum* und *pterygoideum*. Die Belegmasse des ersten Visceralbogens wird zum Unterkiefer[1]; seine Substanz selbst wandelt sich in einen Knorpelstreifen um, welcher sich später in eine vordere und eine hintere Abteilung gliedert; die hintere an den Schädel grenzende Abteilung ist die Grundlage des Amboses, das hintere Endstück der vorderen Abteilung wird zum Hammer, der übrige Teil persistiert längere Zeit als knorpeliger Fortsatz, welcher vom Hammer abwärts der Innenseite des Unterkiefers als sogenannter MECKELscher Fortsatz entlang zieht, geht aber später vollständig zu Grunde. Von der Innenseite des ersten Visceralbogens entwickelt sich in der Mitte die Zunge als ein kleines, rückwärts gerichtetes Knöspchen. Nachdem auch das zweite Paar der Visceralfortsätze sich zum Bogen vereinigt hat, verwächst dieser zweite Visceralbogen mit dem ersten vorn in der Mitte vollständig; auf beiden Seiten bleibt dagegen zwischen beiden Bögen eine Spalte, welche sich durch eine dünne membranöse Scheidewand zwischen den einander zugekehrten Rändern der Bögen ausfüllt. Diese Scheidewand ist die Anlage des Trommelfells; der nach aufsen von ihr gelegene Teil der Spalte wird zum äufseren Gehörgang, der nach innen gelegene zur Paukenhöhle und Eustachischen Trompete, während das äufsere Ohr sich durch eine Wucherung des hinteren Rands des äufseren Teils der Spalte entwickelt.[2] Der zweite Visceralbogen gliedert sich jederseits in drei Abteilungen, von denen die hinterste an den Schädel stofsende zu Grunde geht, die mittelste sich in den Steigbügel verwandelt, die beiden vordersten, in ihrer Mitte mit dem dritten Visceralbogen verwachsenden sich in folgende auch beim Erwachsenen noch unverkennbar einen Bogen bildende Teile metamorphosieren: die beiden *processus styloidei*, die *ligamenta stylohyoidea* und die beiden kleinen Hörner des Zungenbeins. Der dritte Visceralbogen bildet aus seinem Vorderstück den Körper und die grofsen Hörner des Zungenbeins, seine hinteren Abteilungen verkümmern. Der vierte Visceralbogen endlich wird zur Bildung der vorderen Halswand verwendet.

§ 186.

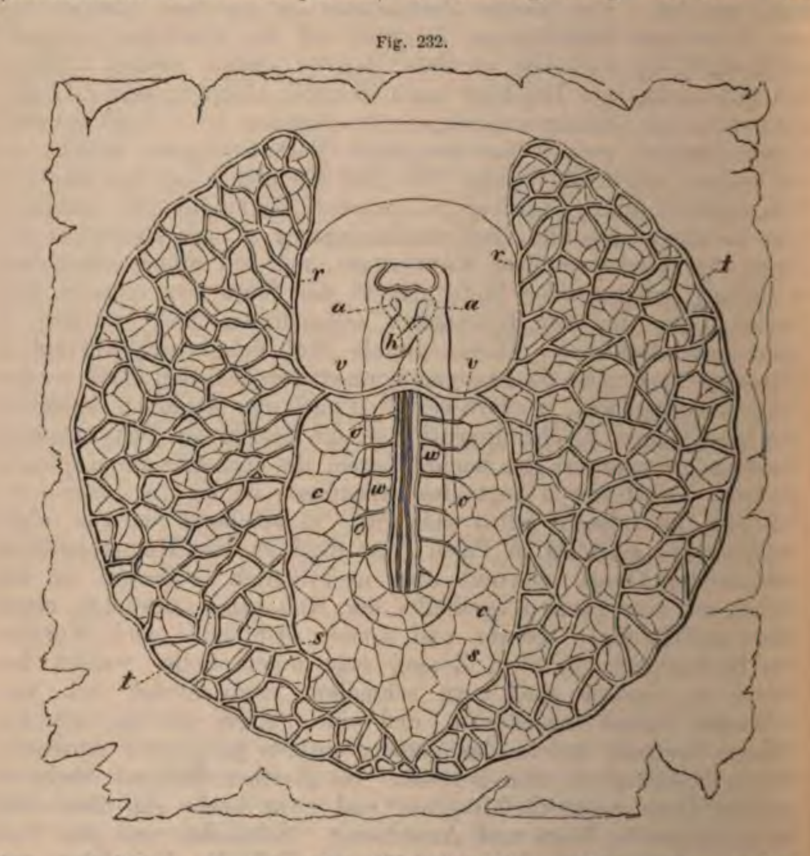
Bildung des Gefäfssystems. Ungefähr um die Zeit, wo die im folgenden Paragraphen zu beschreibenden Amnionfalten sich über die beiden Enden des Embryo hinwegzuschieben beginnen, erscheint plötzlich ein Herz und ein von demselben ausgehendes Gefäfssystem, welches letztere nicht blofs die eigentliche Embryonalanlage durchzieht, sondern sich auch noch weit hinaus in den extraembryonalen Teil der Keimblase hineinerstreckt. Unmittelbar nachdem das Herz in seiner einfachen Urform und die ersten Gefäfsbahnen sichtbar geworden sind, zeigt sich auch schon ein Kreislauf; das embryonale Herz treibt durch regelmäfsige rhythmische Kontraktionen eine zellenhaltige Flüssigkeit in bestimmter Richtung durch die Gefäfse. Wir legen der näheren Beschreibung der in Rede

[1] BISCHOFF, *Entwickl. des Hundeeies.* Fig. 42 *C, des Reheies.* Fig. 38.
[2] ECKER, *Icon. physiol.* Taf. XXVI. Fig. 12 *a*, Taf. XXVII. Fig. 1, 3 u. 6.

stehenden Verhältnisse wiederum das Kaninchenei zu Grunde, dessen von BISCHOFF gegebene Entwickelungsgeschichte durch die späteren Arbeiten HENSENS, KOELLIKERS und ED. V. BENEDENS vielfach wertvolle Ergänzungen erhalten hat, und das wir während jener frühen Entwickelungsstufe aufzusuchen haben, auf welcher sich innerhalb des birnförmigen Fruchthofs mit der Bildung des Primitivstreifs (s. Fig. 222 auf p. 640) diejenige des mittleren Keimblatts eingeleitet hat. Von diesem Zeitmoment an gerechnet, haben sich unsre bisherigen Mitteilungen lediglich auf den Fruchthof erstreckt und hinsichtlich desselben ergeben, daſs er seinem ganzen Umfang nach und nicht, wie BISCHOFF noch glaubte, allein in seiner Längsachsenpartie als Embryonalanlage anzusprechen ist. Jetzt handelt es sich dagegen gerade um diejenigen Veränderungen, welche in dem übrigen extraembryonalen Teil der Keimblase um die Zeit der Primitivstreifbildung sichtbar zu werden beginnen und zunächst darin bestehen, daſs die Embryonalanlage, d. h. der Fruchthof der Älteren, der Embryonalfleck KOELLIKERS, sich mit einem allmählich an Umfang zunehmenden Hofe umgibt, der Stätte des späteren Gefäſswachstums, der von KOELLIKER sogenannten *area vasculosa s. opaca*, dem Gefäſshof. Dieser dunkle Hof dehnt sich anfänglich keineswegs nach allen Richtungen symmetrisch über den Umkreis der Embryonalanlage aus, sondern besitzt je nach den Regionen derselben sehr verschiedene Flächendimensionen, die gröſste am Schwanzende, eine etwas geringere zu den beiden Seiten, die geringste am Kopfende derselben. Der Embryo liegt also exzentrisch in der *area vasculosa*. Was nun die letztere selbst anbetrifft, so erscheint sie von oben her betrachtet zunächst in Form eines dunklen, den Embryonalfleck einrahmenden Ovals, gewinnt aber nachträglich, während sie allmählich die eine ganze Kugelhälfte der Keimblase umwächst, einen nahezu kreisförmigen Kontur und sondert sich dabei nach KOELLIKERS Beobachtung in zwei Zonen, eine innere helle, welche den Embryo in Gestalt eines vorn schmalen, nach hinten sich verbreiternden Saums umschlieſst, und eine äuſsere dunkle, um ein vielfaches breitere, welche den ganzen übrigen peripheren Abschnitt der *area vasculosa* in sich begreift. Im gleichen Moment erscheint auch das Herz nebst Gefäſssystem und zwar beide zur nämlichen Zeit in folgender Lage und Anordnung. Schneidet man den vom Frucht- und Gefäſshof eingenommenen Teil der Keimblase aus und betrachtet ihn von innen, den Embryo also von der Bauchseite her, so zeigt sich das Herz als ein einfacher, anfangs gerader, bald sich S-förmig krümmender Schlauch (*h* Fig. 232) an der durch die Abschnürung gebildeten vorderen (Brust-) Wand des Kopfendes. Das obere Ende des Herzschlauchs versteckt sich unter der umgebogenen vordersten Hirnblase, spaltet sich hier in zwei divergierende Schenkel, die Aortenbögen *aa*, welche bogenförmig nach der Rückenwand umbiegen, und hier als zwei längs der Urwirbelsäule, der Chorda,

an deren Bauchseite parallel fortlaufende primitive Aorten sich bis zum Schwanzende des Embryo fortsetzen, wo sie im Anfang der Gefäfsanlage blind endigen. Diese beiden primitiven Aorten oder Wirbelarterien *ww* (*ff* Fig. 230 *I* u. *II* p. 657) verschmelzen später zu einer einfachen Aorta (*f* Fig. 230 *III* p. 657), indem sie durch die beschriebene Vereinigung der Mittelplatten REMAKS (Innenränder der Seitenplatten) zusammengedrängt werden. Von

Fig. 232.



den primitiven Aorten oder Wirbelarterien gehen unter rechtem Winkel zahlreiche Äste *oo*, *arteriae omphalomesentericae*, Nabelblasenarterien, jederseits nach aufsen ab, überschreiten den Rand der Embryonalwände (Visceralplatten BISCHOFFS, Seitenplatten REMAKS) und verzweigen sich netzförmig in der durch die einfachen Linien (*c*) angedeuteten Weise im ganzen Bereich des Gefäfshofs, mit Ausnahme eines kleinen Abschnitts oberhalb des Kopfendes. Die äufsersten feinen Zweige der Nabelblasenarterien münden in ein weites einfaches Gefäfs, *t t*, die *vena terminalis*, welche, wie die

Figur zeigt, ringsherum an der Grenze des Gefäſshofs, mit Ausnahme jener Stelle über dem Kopfende, verläuft. Aus der *vena terminalis* entspringt ein zweites gröberes, durch doppelte Konturen in der Figur bezeichnetes Gefäſsnetz, welches mit dem ersterwähnten zwar das Verästelungsgebiet gemeinsam hat, aber eine tiefere, dem Dotter näher gelegene Schicht des Gefäſshofs einnimmt und sich teils in zwei auf der Grenze der hellen Kopfzone (s. o.) herabsteigende Stämmchen *r r*, teils in zwei vom Schwanzende des Embryo in einiger Entfernung vom Rand der Seitenplatten aufwärts ziehende Stämmchen *s s* entleert. Das obere und untere Stämmchen jeder Seite flieſst endlich in der Höhe des oberen Eingangs in die Visceralhöhle zu einem einfachen Stamm *v*, der *vena omphalomesenterica*, Nabelblasenvene, zusammen, welche sich in das untere Ende des Herzschlauchs einsenkt. Die beschriebenen Bahnen durchströmt das vom Herzen fortgepumpte Blut in der Ordnung, in welcher wir sie aufgeführt haben, durch die Aortenbögen vom Herzen fort und endlich durch die Nabelblasenvenen in dasselbe zurück. Es versteht sich von selbst, daſs derjenige Teil des Gefäſssystems, welcher sich über den Embryo hinaus im Gefäſshof verzweigt, nur eine provisorische Einrichtung ist, welche sich nur während einer kurzen Epoche des Eilebens erhält und nur dazu dient, dem Embryo das im peripherischen Teil der Keimblase noch aufgespeicherte Ernährungsmaterial zuzuführen. Sobald der Embryo sich auf später zu beschreibende Weise mit dem mütterlichen Blut in Kommunikation gesetzt hat, verkümmert mit dem ganzen Rest der Keimblase auch das derselben angehörige peripherische Gefäſssystem vollständig. Bei dem einen Säugetierei geschieht dies früher, bei dem andren später. Auffallend zeitig vergeht z. B. beim Rehei die Keimblase und das Nabelblasengefäſssystem; letzteres scheint hier überhaupt nie so stark entwickelt zu sein, wie im Kaninchen- oder Hundeei, Bischoff sah nur einige wenige Gefäſse, *vasa omphalomesenterica*, von der Keimblase in die Visceralhöhle eintreten.

Es bleibt nun noch übrig, die Beteiligung der Keimblätter an der Gefäſsbildung klarzustellen, ein Problem, dessen Lösung freilich bisher noch zu keinem befriedigenden Abschlusse gelangt ist. Man hat zu wiederholten malen den Versuch gemacht, für die Entstehung der ersten Gefäſse ein besonderes Keimblatt, ein sogenanntes Gefäſsblatt, in Anspruch zu nehmen, welches sich bald, wie Pander, v. Baer und Bischoff glaubten, zwischen äuſserem und innerem Keimblatt, bald, wie His und Hensen[1] behaupten, zwischen mittlerem und innerem Keimblatt entwickeln sollte. Auf diese schwierig zu entscheidende Streitfrage näher einzugehen, würde uns viel zu weit führen. Wir begnügen uns daher, auf das Bestehen derselben hinzuweisen, und werden uns im übrigen bis auf weiteres denjenigen

[1] Vgl. His, *Die Häute u. Höhlen des Körpers.* Progr. Basel 1865. — Hensen, *Zeitschr. f. Anat. u. Entwicklungsgesch.* 1876. Bd. I. p. 353.

zugesellen, welche mit REMAK und KOELLIKER die Bildung des Herzens und der primitiven Gefäfsbahnen dem Mesoderm, also einem noch mannigfache andre Gewebselemente produzierenden Keimblatt zusprechen. Wie diese in REMAKS Sinne erfolgt, ergibt sich klar aus unsern früheren Darstellungen. Wir sahen das Herz aus einer Verdickung entstehen, welche die Darmfaserplatte des Mesoderms im Bereich der umgebogenen Kopfplatten erfuhr (*l* Fig. 229 *II* u. *III*. p. 655). Der nämlichen Schicht, der Darmfaserplatte des mittleren Keimblatts, gehört auch das ganze oben skizzierte Gefäfssystem an. Der aufserhalb des Embryo befindliche Teil des letzteren bis zur *vena terminalis* entsteht in dem peripherischen Teil des mittleren Keimblatts, noch bevor die innerhalb des Embryo eingetretene Spaltung in Haut- und Darmfaserplatten bis dahin vorgedrungen ist. In einem idealen Durchschnitt des Kanincheneies (Fig. 233) nach Ausbildung der *area vasculosa* und der im folgenden Paragraphen zu erörternden Trennung des Ektoderms in seröse Hülle *S* und Amnion *A* würde daher der gefäfserzeugende Teil des Mesoderms durch die punktierte Linie *G* anzudeuten sein, *t* (vgl. *Ut*. Fig. 235 *III, IV*) den Durchschnitt der an der Grenze des Gefäfshofs verlaufenden *vena terminalis* bezeichnen.

Fig. 233.



Über die Entstehungsweise der Gefäfse in der Keimblase sind verschiedene Ansichten aufgestellt worden. Nach der einen sollen sie, wie die Kapillargefäfse überhaupt nach SCHWANNS Beobachtungen, aus einfachen embryonalen Zellen entstehen, welche sternförmig auswachsen und sich untereinander durch entgegenkommende Ausläufer verbinden. Nach REICHERT soll das Herz, wenn es zu pumpen anfängt, durch das fortgeprefste Blut selbst die Bahnen in der locker zusammenhängenden Zellenschicht brechen. Es müfsten folglich die primitiven Gefäfse zuerst in Form einfacher Gewebslücken auftreten, eine Vorstellung, für welche sich späterhin auch GOETTE[1] mit Entschiedenheit ausgesprochen hat. Die dritte thatsächlich noch am besten gestützte Ansicht rührt von KOELLIKER und REMAK[2] her und läfst die Bildung der ersten Blutgefäfse dadurch zustande kommen, dafs in der betreffenden Schicht der *area vasculosa* zunächst eine Anzahl embryonaler Zellen zu netzförmig verbundenen, soliden Strängen zusammentritt, deren äufsere Zelllagen alsdann zu den Gefäfswandungen werden, und deren Achsenzellen sich unmittelbar in Blutzellen umwandeln. Die weitere histologische Ausbildung der Gefäfswandungen, sowie die Entwickelungsgeschichte der Blutzellen selbst, gehört nicht hierher.

§ 187.

Bildung des Amnion, Chorion und der Allantois. Nachdem wir in den vorhergehenden Abschnitten die Anlage aller derjenigen Organe und Organsysteme verfolgt haben, welche für die

[1] A. GOETTE, *Arch. f. mikrosk. Anat.* 1874. Bd. X. p. 145.
[2] Vgl. KOELLIKER, *Entwicklungsgeschichte*. 2. Aufl. p. 163 u. 266.

spätere Lebensbestimmung des ausgebildeten Menschen und Säugetiers unentbehrlich sind, bleibt uns noch übrig auch gewissen andern Produkten der embryonalen Keimblätter, deren Vorkommen und funktionelle Leistungen sich entweder ganz oder doch zum Teil auf die fötale Lebensperiode erstrecken, also den äußeren Eihüllen und der sogenannten Allantois, eine kurze Betrachtung zu widmen. Wir beginnen damit, die Entstehung des Amnion und Chorion zu beschreiben.

Unmittelbar nachdem die Rumpfhöhle des Embryo in ihren ersten Spuren wahrnehmbar geworden ist, geht in dem extraembryonalen Teil der Keimblase bei allen Säugetiereiern eine wichtige, zuerst durch v. Baer erkannte Umgestaltung vor sich, in deren Folge der Embryo von einem über seinem Rücken geschlossenen zarten Säckchen, dem Amnion, umhüllt wird. Die Erscheinungen sind, zunächst auf das Kaninchenei bezogen, folgende. Man findet bei der Betrachtung des Embryo von der Rückenfläche nach Eröffnung der äußeren Eihaut das Kopfende und bald auch das Schwanzende von einem zarten Häutchen überdeckt, welches jederseits von dem extraembryonalen Teil der Keimblase her über Kopf und Schwanz des Embryo hinweggeschoben ist und nach der Mitte des Rückens zu mit einem freien halbmondförmigen Rand endigt (Fig. 234 *I*). Beide als Kopf- und Schwanzkappe namentlich unterschiedene Hüllapparate wachsen einander entgegen, so daß bald nur noch eine kleine ovale Partie des Rückens frei bleibt (Fig. 234 *II*); endlich schließen sie sich auch über dieser und von nun an findet sich die Rückenfläche des Embryo von einer derselben zunächst dicht anliegenden Membran überwölbt, welche im ganzen äußeren Umfang des Embryo sich ohne Unterbrechung in die ihren Ursprung bildenden Keimblasenschichten fortsetzt. Eine genauere Untersuchung der Kopfkappe sowohl als auch der Schwanzkappe in dem Stadium, wie es *a b* Fig. 234 *I* darstellt, lehrt erstens, daß die eine sowohl als auch die andre aus je zwei an den inneren freien Rändern sich ineinander umbiegenden Schichten besteht[1], und ferner, daß die untere Schicht in jeder der beiden Kappen aus einem andren Keimblatte herzuleiten ist, diejenige der Schwanzkappe aus dem Mesoderm, diejenige der Kopfkappe dagegen aus dem Entoderm.[2] Die fraglichen Häutchen sind eben nichts weiter als

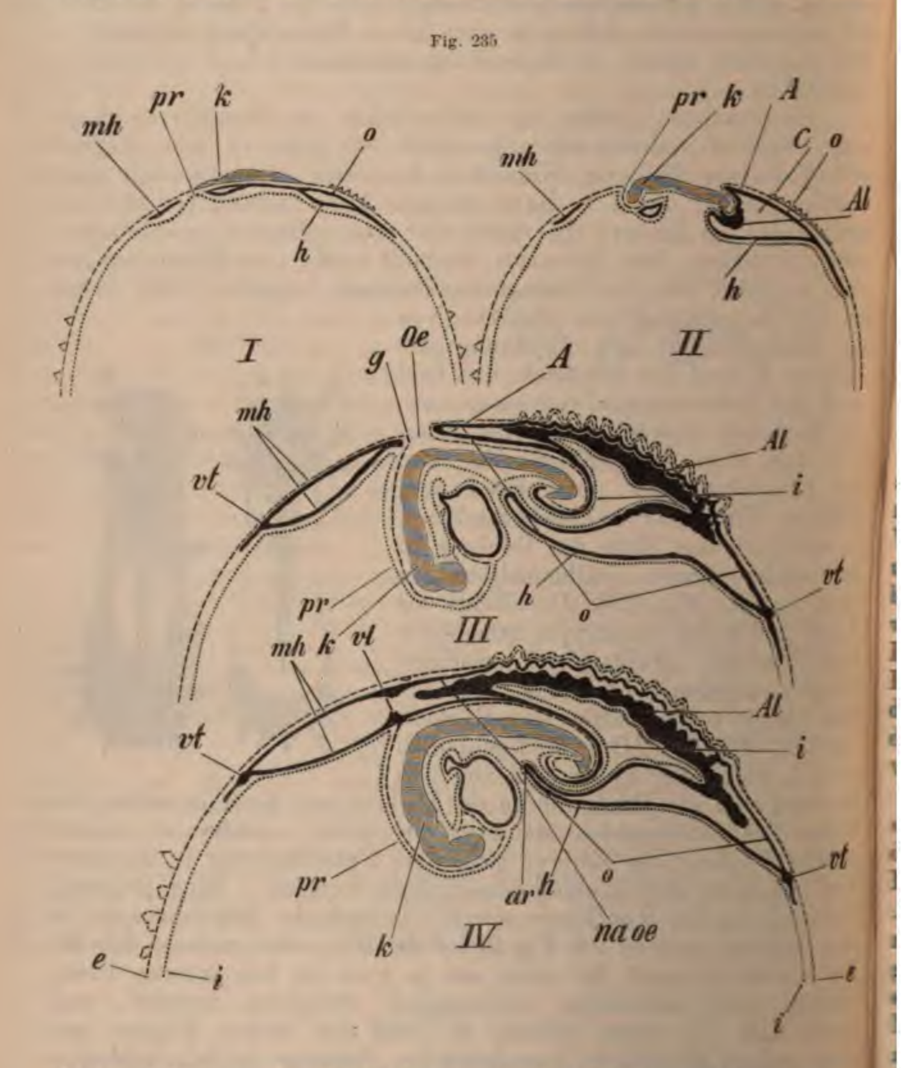
Fig. 234



[1] Vgl. v. Baer, Bischoff, a. a. O.
[2] Ed. v. Beneden u. Julin, *Arch. de biol.* 1884. T. V. p. 369 (416).

Umschlagsfalten bestimmter Zelllagen im extraembryonalen Abschnitt der Keimblase, welche sich kappenartig über den Rücken des Embryo vom Kopf- und Schwanzende her hinwegschieben, am Kopfende aber eine andre Kombination der Keimblätter aufweisen

Fig. 235



als am Schwanzende des Embryo. Ziel und Hergang der Amnionbildung lassen sich am bequemsten an schematischen Durchschnitten von der Art der beistehenden nach Ed. v. Beneden und Julin entworfenen (Fig. 235 *I, II, III, IV*) erläutern. Das Ziel der Amnionbildung

läſst sich dahin ausdrücken, daſs sich gewisse das gesamte Ektoderm und die Hautplattenschicht des Mesoderms umfassende periphere Keimblasenpartien, welche bisher dem inneren Keimblatte *i* allenthalben auf das engste anlagen, von demselben abheben und ringsum der äuſseren Eihaut anschmiegen, um nach erfolgter Auflösung dieser eine neue, alsbald ästige Fortsätze, die Zotten, treibende Hülle herzustellen. Um den Hergang der Amnionbildung richtig zu verstehen, ist es notwendig, auf die frühesten Zeiten der Mesodermanlage zurückzugreifen. Dieselbe erfolgt, wie wir gesehen haben, innerhalb des Primitivstreifs, sondert sich jedoch bald, wie Ed. v. Beneden und Julin[1] überzeugend dargethan haben, in zwei durch ungleiche Wachstumsenergie unterschiedene Abteilungen, eine hintere aus dem Hinterende des Primitivstreifs verhältnismäſsig schnell hervorsprossende, und eine vordere aus dem Vorderende des Primitivstreifs langsamer hervorwuchernde. Das am ersteren Ort entstandene mesodermale Gewebe überholt daher bei seiner allseitigen Ausbreitung über das extraembryonale Gebiet der Keimblase das am letzteren Ort gebildete, und indem dieses von jenem in Gestalt zweier halbmondförmigen Sicheln umwachsen und endlich ganz umschlossen wird, verschmelzen beide anfänglich gesondert erscheinenden Mesodermkeime erst nachträglich miteinander bis auf einen das Kopfende des Embryo in konkaver Wölbung umspannenden bogigen Streifen, innerhalb dessen Ektoderm und Entoderm ihr ursprüngliches Berührungsverhältnis ungestört bewahren. Gerade dieser von der Invasion durch das Mesoderm verschont bleibende Abschnitt (*pr* Fig. 235 *I*) der zweiblätterigen Keimblase ist es nun, welcher sich zu häupten des Embryo in Faltenform erhebt, nach und nach den Kopf (*k* Fig. 235 *I—IV*) desselben überwallt (*pr* Fig. 230 *I*, *III*. Fig. 235 *I—IV*) und so die Herstellung der Kopfkappe oder besser des Proamnion von Ed. v. Beneden und Julin bewirkt.

Inzwischen haben sich aber auch die beiden oberen Zellschichten der Keimblase zur rechten und linken Seite sowie am Schwanzende des Embryo und zwar hier das Ektoderm im Verbande mit der Hautplatte des Mesoderms (vgl. Fig. 230 *I—III* und Fig. 235 *I—IV o*) zu einer Falte *A*, der Falte des eigentlichen Amnion, emporgerichtet, welche von hinten her dem Proamnion entgegenwuchert. Letzteres wiederum gewinnt auch seinerseits durch eignes Wachstum an Umfang, wird indessen durch die gesteigerte Kopfkrümmung des Embryo gleichzeitig gegen die Keimblasenhöhle nach abwärts gezogen (Fig. 235 *III*), so daſs sein Gipfelende (*g* Fig. 235 *III*) in die unmittelbare Nachbarschaft jener um diese Zeit bereits ebenfalls in zwei Lagen gespaltenen Mesodermschicht (*mh* Fig. 235 *I—IV*) gelangt, welche, wie erwähnt, sich vom hinteren Ende des Primitiv-

[1] Ed. v. Beneden u. Julin, *Arch. de biol.* 1884. T. V. p. 369 (397).

streifs her nach vorn ausgebreitet hat, und von dem am vorderen Ende desselben entstandenen Mesoderm durch die mesodermlose Proamnionzone geschieden blieb. Die von beiden freien Faltenrändern (*A* u. *g* Fig. 235 *III*) umrahmte Öffnung (*Oe* Fig. 235 *III*) schliefst sich im weiteren Verlauf der Entwickelung bald vollständig, ihre dem Rücken des Embryo zugewandten inneren Ektodermplatten verschmelzen am Vereinigungsort zu einem fortan untrennbaren Ganzen, ebenso auch die äufseren mesodermalen Schichten (Fig. 235 *IV*), und von nun ab findet sich die Rückenfläche des Embryo von einem nirgend mehr durchbrochenen aus Proamnion und Schwanzkappe zusammengesetzten Häutchen umhüllt. Damit ist jedoch der definitive Zustand noch nicht erreicht. Vielmehr führt zunächst ein eigentümliches Wechselspiel von Schrumpfungs- und Wucherungsprozessen, welche ersteren im Proamnion-, letztere im Schwanzkappenteil des Rückenhäutchens ablaufen, dahin, dafs das Proamnion mehr und mehr sich verkleinert, die Schwanzkappe um den gleichen Betrag oberhand gewinnt. Erst dann, wenn der Verlötungspunkt von Proamnion und Schwanzkappe (*vl* Fig. 235 *IV*) durch den Schwund jenes und das Vordringen dieser jenseits des abwärts gekrümmten Kopfendes *k* (bei *ar* Fig. 235 *IV*) der Darmfaserplatte *h* gegenübersteht, erst dann ist der Umhäutungsprozefs des Embryo als vollendet anzusehen und ein allenthalben aus gleichartigen Zellschichten aufgebautes Säckchen hergestellt, das bleibende Amnion oder Schafhäutchen, dessen Wandungen nach dem gesagten aufsen von den sogenannten Amnionplatten des Mesoderms, innen von denjenigen des Ektoderms gebildet werden. Das ursprünglich als einfache sphärische Blase angelegte Ektoderm ist mithin von jetzt an in zwei völlig getrennte Abschnitte zerlegt; der eine wird durch die Oberflächenschichten des Embryo selbst und ihre Fortsetzung in das Amnion vertreten, der andre dient als Ersatz der äufseren allmählich ausgeweiteten und schliefslich zum Schwinden gebrachten Zona des Eies und bildet die sogenannte seröse Hülle v. Baers. Im Verband mit einer der Allantois (s. u.) entstammenden gefäfshaltigen Gewebeschicht bildet dieser zweite Abschnitt des Ektoderms schliefslich das zottentragende Chorion oder die Lederhaut der Frucht. Ganz ähnliche Verhältnisse, wie wir sie für das Ektoderm konstatiert haben, müssen aber auch unsern Auseinandersetzungen gemäfs bezüglich des Mesoderms Platz greifen, insofern die eine Partie desselben (*o* Fig. 235 *I—IV*) mit der Schwanzkappe emporsteigt, die andre teils als gefäfshaltige Darmfaserplatte (*h*) ihre ursprüngliche Lage oberhalb des Entoderms (*i*) beibehält, teils als Fortsetzung der Hautplatte dem Ektoderm, d. i. der serösen Hülle, angeheftet bleibt. Es sind mithin für das Mesoderm sogar dreierlei verschiedene Abschnitte zu unterscheiden, und zwar erstens ein zum Aufbau des Amnion verbrauchter, die vorhin erwähnte Amnionplatte, ferner das dem Entoderm aufgelagerte Gefäfsblatt, und drittens ein der

serösen Hülle angeschmiegter, von welchem wir noch erfahren werden, daſs er ebenfalls nachträglich mit der Allantois verschmilzt.

Aus der Entstehungsgeschichte der Amnionplatten folgt unmittelbar, daſs dieselben sich in die beim weiteren Fortschreiten der seitlichen Abschnürung des Embryo zur Anlage der Bauchwandungen dienenden Mesodermschicht, der sogenannten Bauchhaut REMAKS, ununterbrochen fortsetzen müssen. Die Umschlagsränder, in welchen dieser Übergang des einen Mesodermabschnitts in den andren stattfindet, umgrenzen natürlich eine gegen die Keimblasenhöhle ausmündende an der Bauchfläche des Embryo gelegene Öffnung, die Nabelöffnung (*na oe* Fig. 235 *IV*), welche, anfänglich weit, sich allmählich mehr und mehr verkleinert, bis schlieſslich nur eine enge Pforte übrig bleibt, durch welche der *ductus vitello-intestinalis* vom Darm zur Nabelblase (d. h. der peripherischen Fortsetzung der Darmfaserplatten und des Entoderms oder Drüsenblatts) und die Allantois heraustritt.

Der Prozeſs der Amnion- und Chorionbildung ist nur für wenige Tierarten mit gleicher Sorgfalt, wie beim Kaninchen, verfolgt worden. Völlige Übereinstimmung des Entwickelungsgangs haben ED. v. BENEDEN und JULIN bezüglich der Feldmäuse konstatiert, und auſserdem gestatten BISCHOFFS und KOELLIKERS Abbildungen, des ersteren vom Hund, des letzteren vom Hühnchen, auch für diese beiden Tierarten das zeitweise Vorkommen eines Proamnion zu erschlieſsen. Es fügen sich ferner dem vom Kaninchen gegebenen Schema nach den Beobachtungen von STRAHL und von HOFFMANN die Eidechsen ein. Dagegen fehlt nach BONNET[1] beim Schaf jede Spur eines Proamnion, die amniotischen Kopf-, Seiten- und Schwanzfalten haben alle ohne Unterschied von Anbeginn an den Bau des bleibenden Amnion. Inwieweit beim Menschen die Amnionbildung derjenigen des Kaninchens gleicht, läſst sich nicht angeben, da direkte Beobachtungen an menschlichen Embryonen gänzlich mangeln. Keinesfalls wird aber der Ansicht Raum gegeben werden dürfen, als ob die Eihüllenbildung überall völlig gleichförmig vor sich gehe, und als ob bei den verschiedenen Tierarten nicht in mehrfachen Punkten Abweichungen beständen. Solchen Abweichungen begegnet man vielmehr ganz unzweifelhaft. Was wir glauben in Abrede stellen zu dürfen, ist allein das Vorkommen prinzipiell verschiedener Typen der Eihüllenbildung.

Die Natur der bisher bekannt gewordenen Abweichungen von der Regel erläutert sich am bequemsten an dem Beispiel der Eier des Meerschweinchen, überhaupt aller derjenigen Nager, von welchen man ehedem meinte, daſs bei ihnen die embryonalen Keimblätter ihre histologische Bedeutung vertauscht hätten, das Ektoderm die Rolle des Entoderms und umgekehrt das letztere diejenige des ersteren übernommen hätte, sowie ferner an dem Beispiel des Reheies.

Im Meerschweinchenei, wo schon sehr früh, bevor noch das Mesoderm seitlich über den Primitivstreif hinausgewuchert ist, die Embryonalanlage in die Höhle der Keimblase hinabsinkt, wird gerade infolge dieser örtlichen Einstülpung der letzteren der Embryo allenthalben nur von den faltig erhobenen Blättern des Ekto- und Entoderms umwallt. Das Säckchen, welches diese durch ihr Zusammenwachsen oberhalb des Embryorückens bilden, und welches man früher fälschlich für die Keimblasenhöhle selbst gehalten hatte, zeigt demnach überall den Bau der Kopfkappe des Kaninchens. Während also bei letzterem Tiere der Entwickelung des eigentlichen Amnion diejenige eines unvollständigen und vergänglichen Proamnion voranläuft, sehen wir beim Meerschweinchen das

[1] BONNET, *Sitzber. d. Gesellsch. f. Morphol. u. Physiol. in München.* 1886. p. 58.

Amnion aus einer dem Proamnion des Kaninchens in allen Stücken gleichenden und von Anbeginn an den ganzen Umfang des Embryo umwallenden Falte hervorgehen, mit andern Worten ein vollständiges Proamnion die Aufgabe des Amnion übernehmen.

Im Rehei endlich erfolgt die Abschnürung des Embryo nach Bischoff ebenfalls sehr frühzeitig und auch in der Form mit derjenigen des Kaninchens übereinstimmend. Wie bei diesem schieben sich Falten (*a a* Fig. 236) des

Fig. 236.

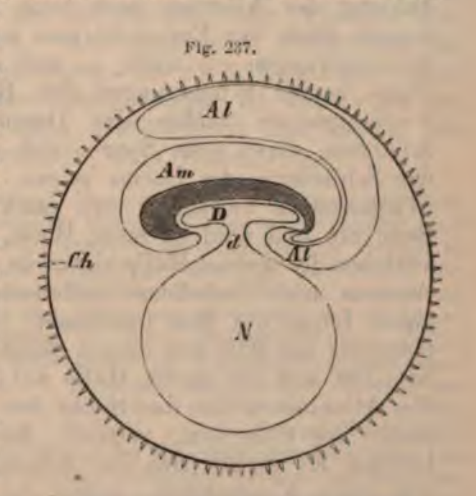


beim Reh sehr langgedehnten schlauchförmigen äufseren Keimblatts *A* über den Embryo hinweg und verwachsen an der Berührungsstelle *b*, wobei das zur serösen Hülle gewordene Ektoderm (*A*) sich längs der ganzen Keimblase von den Wandungen (*V*) derselben abhebt und letztere also in einen völlig gesonderten, in der Achse der serösen Hülle gelegenen Schlauch verwandelt wird. Späterhin, und darin liegt die hauptsächlichste Differenz zwischen Reh- und Kaninchenei, schwindet aber nach Bischoff die seröse Hülle gänzlich, und das Chorion besteht zuletzt nur aus der nachträglich hinzugekommenen Allantois.

Das letzte Eigebilde, welches hier eine besondere Erörterung erheischt, ist die Allantois oder der Harnsack, auf dessen Beziehung zur Chorionbildung wir schon öfters hingedeutet haben, welches aber auch noch in andrer Beziehung von Wichtigkeit ist, da ihm sowohl gewisse für das Eileben bedeutungsvolle Funktionen, vor allem die Herstellung eines Kommunikationswegs zwischen embryonalem und mütterlichem Blut, zufallen, als auch bleibende Organe des ausgebildeten tierischen und menschlichen Körpers aus ihm hervorgehen. Die Allantois erscheint in einer gewissen Entwickelungsperiode als ein blasenförmiger Auswuchs des Embryokörpers selbst, wie durch die Untersuchungen von Reichert und von Bischoff unzweifelhaft dargethan worden ist, nicht, wie früher auf Grund der Angaben v. Baers vielfach behauptet wurde, als eine Ausstülpung des Darmrohrs, mit welchem ihr Anfangsstück erst später in offene Verbindung tritt (Kloakenbildung). Den evidentesten Beweis für den vom Darm unabhängigen Ursprung der Allantois liefern die Eier des Meerschweinchens und des Rehs, bei denen sie als Anhang des hinteren Leibesendes schon angelegt gefunden wird, bevor sich das Entoderm mit der Darmfaserplatte von der Rumpfwandung abgelöst hat und die Bildung eines geschlossenen Darmrohrs vollendet ist. Auch beim Kaninchen fand Bischoff die erste Spur der Allantois in Gestalt eines kleinen soliden, der Innenwand des umgebogenen Schwanzendes ansitzenden Zellenhäufchens (vgl. Fig. 235 *II Al*) vor der Schliefsung des Darms und auch vor dem Erscheinen der Wolffschen Drüsen, mit denen

Reichert beim Hühnchen ihre Entstehung in Zusammenhang bringt. Wir wollen zunächst die Schicksale der Allantoisanlage beschreiben und dann ihre Entstehungsgeschichte nach Remak erörtern, welche die Widersprüche zwischen Bischoff und v. Baer befriedigend löst. Nachdem das die Allantoisanlage repräsentierende solide Zellenhäufchen eine gewisse Gröſse erreicht hat, wird es hohl und verwandelt sich in eine Blase *Al*, welche rasch an Umfang gewinnt, neben dem *ductus vitello-intestinalis* (*d*) zur Nabelöffnung der Rumpfhöhle heraustritt, sich alsbald an der Auſsenfläche des Amnion um den Embryo herumschlägt und über dem Embryo in gewisser Ausdehnung an die Innenfläche des Chorion (*Ch*) anlegt, um mit derselben zu verwachsen. Inzwischen hat sich noch das in der Leibeshöhle gelegene Anfangsstück der Allantoisblase mit dem hintersten Darmende zu einer gemeinschaftlichen Höhle, der Kloake, vereinigt und gleichzeitig die Enden der unterdessen zur Entwickelung gelangten Wolffschen und Muellerschen Gänge in sich aufgenommen, von denen erstere ein Sekret, welches sich durch seinen Gehalt an Harnsäure und bei den Kälbern an Allantoin als Harn charakterisiert, entleeren. So kommt es, daſs das Darmende der Allantois zum vorläufigen Abzugskanal für die frühesten exkrementellen Produkte des embryonalen Stoffwechsels wird. Ganz ähnlich verläuft nach Bischoff die Entwickelung der Allantois beim Hundeei, nur daſs sie hier, was Koelliker[1] allerdings auch für das Kaninchenei behauptet, aus zwei später zusammenflieſsenden Zellenhäufchen hervorgeht und einen weit beträchtlicheren Umfang erlangt, indem sie, sobald das Chorion von ihr erreicht worden ist, an demselben im ganzen Umfang des Eies herumwächst und den Embryo samt seinem Amnion und der Nabelblase ringsum vom Chorion absperrt. Beim Meerschweinchen findet die erste Anlage der Allantois gleichzeitig mit derjenigen des Primitivstreifs statt und zwar am hinteren Ende des letzteren, in Gestalt jenes zapfenförmigen Vorsprungs, auf welchen wir schon bei einer früheren Gelegenheit aufmerksam gemacht haben. Dieser solide Anhang wächst und verwandelt sich dabei in ein hohles Bläschen, welches zwischen Entoderm oder, sobald das Mesoderm entstanden ist, zwischen diesem und dem

Fig. 237.



[1] Koelliker, *Entwicklungsgeschichte*. 2. Aufl. p. 284.

Ektoderm in die Höhle der Nabelblase vordringt. Weiterhin schlägt sich die Allantois an der Seite des Embryo und des als Amnion funktionierenden Ektoderms (s. o. p. 491) vorbei nach der gegenüberliegenden Seite des Eies und schmiegt sich hier an die Innenfläche des als Chorion dienenden Entodermbläschens an der vom Gefäßblatt nicht überzogenen Stelle desselben an. Interessant ist die Bildung der Allantois auch beim Rehei, bei welchem das ganze hintere Ende des Embryokörpers nach rechts und links zapfenartige Verlängerungen *a a* treibt, so daſs der Embryo einem Anker gleicht. Diese beiden Wucherungen der Bischoffschen Visceralplatten bilden die Doppelanlage der Allantois, deren erste Spuren sich ebenfalls vor der Schlieſsung des Darms zeigen. Jede dieser Wucherungen verlängert sich rasch nach ihrer Seite hin und wird zu einer Blase, welche sich zwischen der serösen Hülle einerseits und Embryo, Amnion und Nabelblase anderseits durch die ganze Länge des Eies hinschiebt. Nachdem sie jederseits die Pole des langen Schlauchs erreicht hat, löst sich die seröse Hülle auf, so daſs nun die Allantois selbst die Stelle der äuſseren Eihaut, des Chorion, vertritt. Beim menschlichen Ei verhält sich die Allantois zweifellos wie beim Kaninchenei, indem sie an gleicher Stelle entsteht, als gestieltes Bläschen aus der Nabelöffnung herauswächst, sich an einer beschränkten Stelle (der Stelle, wo durch ihre Vermittelung später die Placenta entsteht) der Innenfläche des Chorion anlegt und hier mit demselben verwächst. Sie besteht nur kurze Zeit als Bläschen; sobald sie das Chorion erreicht hat, obliteriert sie bis auf die von ihr getragenen Gefäſse, welche eine bleibende Brücke zwischen Embryo und Chorion bilden; daher kommt es auch, daſs verhältnismäſsig wenige menschliche Eier mit bläschenförmiger Allantois bis jetzt beobachtet und beschrieben worden sind.[1] Aus dem innerhalb der Leibeshöhle gelegenen Anfangsstück der Allantois, dessen Verhältnis zur Bildung der Genitalien schon oben p. 673 erörtert worden ist, entsteht die Harnblase; als Rest der ursprünglichen durch die Nabelöffnung heraustretenden Fortsetzung findet sich noch der von der Spitze der Harnblase an der vorderen Bauchwand bis zur Nabelgegend verlaufende bandartige Streifen, der sogenannte Urachus.

Fig. 238.



Wir haben bereits die Allantoisblase als Trägerin embryonaler Blutgefäſse zum Chorion bezeichnet; das Verhalten der Allantoisgefäſse ist folgendes. Sie bilden ein ziemlich dichtes Gefäſsnetz

[1] Vgl. Ecker, *Icon. physiol.* Taf. XXV. Fig. 5, 6 *g*. – Koelliker, *Entwicklungsgeschichte* 2. Aufl. p. 306 u. 1013.

dessen arterieller Teil aus den Fortsetzungen der beiden Wirbelarterien (primitiven Aorten) stammt, dessen Venen sich in zwei Stämmchen sammeln, die sogenannten Kardinalvenen, welche an der Stelle, wo die Allantois aus der Rumpfhöhle tritt, an die Bauchplatten übertreten, und (in Remaks Mittelplatten s. o. p. 658) nach vorn verlaufen. Das Verhalten des peripherischen Teils der Allantoisgefäfse wird bei der Beschreibung der Placenta ausführlich zur Sprache kommen. Von besonderer Wichtigkeit ist, dafs die Allantoisblase, wie der Darm, aus zwei Schichten oder Blättern besteht. Das äufsere dieser Blätter ist der Träger der Gefäfse und entspricht daher dem Gefäfsblatt des Darms, das innere gefäfslose dem Schleimblatt, dem Entoderm.

v. Baer hat zuerst die Existenz dieser zwei Allantoisblätter erwiesen; sie ergab sich nicht allein als notwendige Konsequenz aus seiner Ansicht, dafs die Allantois als eine Ausstülpung des Darmrohrs entstehe, sondern er fand an den Eiern der Huftiere beide Blätter zu einer gewissen Zeit natürlich voneinander geschieden, indem hier, sobald die Allantois das Chorion erreicht hat, ihre gefäfstragende Schicht sich von der gefäfslosen abhebt und mit der Innenfläche des Chorion verwächst, während die innere gefäfslose Schicht als gesonderter Sack, von der gefäfstragenden durch eine Zwischenflüssigkeitsschicht getrennt, im Inneren zurückbleibt. v. Baer gab der mit dem Chorion verwachsenden Gefäfsschicht den Namen Endochorion. Bischoff bezweifelte früher die faktische Existenz beider Schichten, weil es ihm am Kaninchenei nicht gelang, sie mechanisch, wie die Blätter der ursprünglichen Keimblase, voneinander zu trennen; beim Hundeei dagegen überzeugte er sich von derselben, indem er hier an demjenigen Teil der Allantois, welcher dem Amnion und der Nabelblase aufliegt, beide Lagen voneinander getrennt fand, während sie an dem mit dem Chorion verwachsenen Teil auf keine Weise zu trennen waren. In ganz ausgezeichneter Weise erfolgt ferner diese Trennung der Blätter nach Bischoffs Beobachtungen am Rehei, wo sich im ganzen Umfang der langen schlauchförmigen Allantois das äufsere gefäfstragende (auch an das Amnion Gefäfse abgebende) Blatt von dem inneren gefäfslosen (Schleim-) Blatt ablöst. Ersteres, welches beim Rehei allein das Chorion repräsentiert, nennt Bischoff Exochorion, letzteres Endochorion, Bezeichnungen, welche in bezug auf die speziellen Verhältnisse vollkommen richtig, insofern aber nicht recht zu billigen sind, als sie nicht in Einklang mit v. Baers Nomenklatur stehen, nach welcher unter Endochorion das äufsere Gefäfsblatt zu verstehen ist, während das Schleimblatt nur als eigentliche Allantois bezeichnet wird.

Man hat darüber gestritten, ob die beiden Blätter der Allantois als unmittelbare Fortsetzungen der entsprechenden ursprünglichen Blätter der Keimblase zu betrachten sind. Die Frage ist entschieden durch Remaks Beobachtungen über die Bildung der Allantois. Infolge der früher erwähnten Spaltung des mittleren Keimblatts trennt sich in der sogenannten Schwanzkappe eine zum Schwanzteil des Amnion werdende obere Schicht von der peripherischen Fortsetzung der Darmfaserplatte des Hinterdarms; zwischen beiden Schichten entsteht eine Höhle (*C* Fig. 235 *II*), welche der Herzhöhle (*k* Fig. 229 *II* und *III* p. 655) analog ist. Die erste Anlage der Allantois zeigt sich in Gestalt zweier solider Wucherungen der Bauchhaut (d. i. der oberen Schicht des mittleren Keimblatts, Fortsetzung der

Hautplatten) an dem Umschlagsrand der Beckenbucht (*Al* Fig. 235 *II*). Diese beiden Wucherungen verwachsen zu einer einfachen, welche im Becken ihre Basis bis zu dem Hinterdarm fortschiebt, so daſs sie mit dessen Faserwand innig zusammenhängt. In diesen Hügel schickt das Epithelialrohr des Hinterdarms (Drüsenblatt) einen hohlen Auswuchs (*i* Fig. 235 *III IV*), so daſs von nun an seine Wand aus zwei Schichten besteht, der äuſseren gefäſsreichen, dem mittleren Keimblatt angehörigen und einer inneren Fortsetzung des Drüsenblatts. Diese Angaben erklären vollständig sowohl den Ursprung der beiden Schichten der Allantois als auch die Art, wie ihre Verbindung mit dem hinteren Ende des Darms zur Kloake zustande kommt.

MUTTER UND FRUCHT.

§ 188.

Das reife menschliche Ei. Wir haben in den vorhergehenden Paragraphen alle wesentlichen Elemente der Eimetamorphose kennen gelernt, die erste Entstehung und teilweise die weitere Ausbildung aller aus der einfachen Grundlage der Eizelle allmählich sich differenzierenden embryonalen und extraembryonalen Gebilde. Alle diese Metamorphosen datieren sich von den ersten Abschnitten des für die Entwickelung überhaupt bestimmten Zeitraums her; alle wesentlichen Teile des Embryo, wie alle seine äuſseren Schutzhüllen und Ernährungsapparate, werden in rascher Aufeinanderfolge angelegt, so daſs der übrige, bei weitem längere Teil der Entwickelungszeit, ohne wesentliche neue Gebilde hinzuzufügen, nur mit der Vergröſserung und histologischen Ausarbeitung der bereits vorhandenen hingebracht wird. Selbstverständlich variieren diese Zeitverhältnisse bei verschiedenen Tieren in weiten Grenzen, indem nicht allein die absolute Dauer der Entwickelung bis zur vollendeten Reife und Geburt, sondern auch die Eintrittszeit und relative Dauer einzelner Entwickelungsvorgänge sehr verschieden sind. Besonders auffallend ist die Kleinheit derjenigen Entwickelungsperiode, in welcher alle Eigebilde sich abgliedern, gegen die lange Dauer der weiteren Ausbildung beim menschlichen Ei. Obwohl zwischen der Lösung und der Ausstoſsung des reifen menschlichen Eies mit der Geburt des Embryo ein Zeitraum von zehn Mondmonaten oder 280 Tagen liegt, beweist uns doch das schon früher citierte, von R. WAGNER beobachtete Ei[1], daſs bereits in der dritten Schwangerschaftswoche alle bisher beschriebenen Stadien durchlaufen sind. Wir finden in diesem Ei das Chorion, wie es bis zu Ende bleibt, aus ursprünglicher

[1] ECKER, *Icon. physiolog.* Taf. XXV. Fig. 5.

äufserer Eihaut und seröser Hülle zusammengesetzt, das Amnion um den Embryo geschlossen, diesen mit bereits stark verengter Nabelöffnung, aus welcher der geschlossene Darm mit der anhängenden Nabelblase und die zum Chorion gehende Allantois hervorragen, Kiemenbögen und selbst die Extremitätenknospen schon angelegt. Wir sehen davon ab, das Ei in diesem zweiten langen Abschnitt Schritt für Schritt zu verfolgen, und wenden uns schliefslich zu einer Analyse

Fig. 239.



des vollkommen reifen und zwar speziell des menschlichen Eies, um die Endschicksale aller zu Anfang angelegten Bildungen zu erfahren. Wo Form, Anordnung und Bau eines Teils in reifem Zustande erheblicher von der primitiven Beschaffenheit differieren, ist es leichter und zweckmäfsiger, vom reifen Zustand aus zurückgehend eine Brücke zum einfachen Urzustand zu bauen, als umgekehrt von letzterem aus die allmähliche Weiterentwickelung zu verfolgen.

Das reife menschliche Ei steht in inniger Verbindung mit dem mütterlichen Organismus; der Uterus umgibt dasselbe mit eigentümlichen, durch Metamorphose seiner Schleimhaut gebildeten

Hüllen und bildet durch Verwachsung eines beschränkten Teils seiner Schleimhaut mit einem Teil des Chorion das Ernährungsorgan des Embryo, die sogenannte Placenta. Es ist daher unumgänglich notwendig, dafs wir bei der Betrachtung des reifen Eies den Uterus, dessen Höhle vollständig von ihm ausgefüllt wird, mit berücksichtigen, indem wir von aufsen von den Uteruswänden aus tiefer und tiefer eindringend die verschiedenen Schichten und Häute, auf welche wir nacheinander stofsen, untersuchen. Wir legen dieser Erörterung den vorstehenden schematischen Längsdurchschnitt des Uterus mit dem Ei im letzten Schwangerschaftsmonat zu Grunde und verweisen auf die naturgetreuen Abbildungen in Eckers *Icon.*, Taf. XXV, Fig. 1, Taf. XXVI, Fig. 6 u. 13, Taf. XXVII, Fig. 9 u. 10, Taf. XXVIII.

Der Uterus *U* dehnt sich im Verlauf der Schwangerschaft der Gröfsenzunahme des Eies entsprechend aus und nimmt an Masse beträchtlich zu; sein Grund reicht im 9. Monat bis zur Magengrube in die Höhe, sinkt aber im 10. Monat wieder etwas herab, indem der Hals sich tiefer in die Scheide hinabsenkt. Die Massenzunahme des Uterus kommt hauptsächlich auf Rechnung seiner Muskelhaut, und schreibt sich teils von der beträchtlichen Ausdehnung und Füllung ihrer Blutgefäfse, teils von einer enormen Zunahme der Muskelsubstanz her; letztere mehrt sich teils durch Bildung neuer Muskelelemente (kontraktiler Faserzellen), teils durch die während der Schwangerschaft eintretende volle Entwickelung ihrer im nicht schwangeren Uterus verkümmerten kleinen Faserzellen. Nach der Geburt geht ein grofser Teil der Muskelelemente unter den Erscheinungen der fettigen Degeneration zu Grunde; die übrigen verkümmern und schrumpfen zu kurzen, schwer voneinander zu isolierenden Plättchen ein. Die kolossale Ausdehnung der Uteringefäfse, insbesondere der Venen, zeigt sich am klarsten an injizierten Präparaten.

Nachdem man die Muskelhaut des Uterus durchschnitten hat, stöfst man auf die weiche, stark angeschwollene Schleimhaut desselben, welche aber nicht mehr in festem Zusammenhang mit der Muskelwand steht, sondern von derselben abgelöst als eine Hülle des Eies sich darstellt. Sie führt den Namen wahre hinfällige Haut, *tunica decidua vera s. uteri, D. v.* Fig. 239. Durchschneiden wir diese Schleimhaut, so stofsen wir auf eine zweite, das Ei beutelartig umhüllende Haut von vollkommen gleicher Beschaffenheit, welche rings am Rand der Placenta sich nach aufsen umbiegt und kontinuierlich in die äufsere wahre hinfällige Haut übergeht. Es stellt demnach diese zweite Haut offenbar nur eine Einstülpung der Uterinschleimhaut dar und hat daher mit Recht den Namen *tunica decidua reflexa, D. r.* erhalten. Bei kleinen Eiern sind die wahre und die umgebogene hinfällige Haut oft durch einen gröfseren von Flüssigkeit erfüllten Raum getrennt, bei reifen Eiern liegen sie einander vollständig an und sind sogar so fest miteinander verklebt,

afs sie kaum noch voneinander zu lösen sind. Der erste, welcher die ahre Natur dieser beiden Häute, welche man früher nach HUNTER ür plastische Ausschwitzungen (Pseudomembranen) hielt, richtig erannt und erwiesen hat, ist E. H. WEBER[1]; er lieferte den Beweis ür die Identität derselben mit der Uterinschleimhaut aus der Gegenart der Uterindrüsen, welche in beiden, besonders in den früheren chwangerschaftsmonaten, deutlich wahrzunehmen sind. Ihre Münungen erscheinen als Poren auf der Oberfläche, welche infolge der ich steigernden Ausdehnung besonders an der Reflexa immer weiter nd weiter auseinandertreten, so dafs die Häute wie siebartig durchchert aussehen. Diese Poren führen in weite, die ganze Haut durchetzende blindendigende Schläuche, in deren Innerem aber schon von iemlich frühen Perioden der Schwangerschaft an das ursprüngliche, ach FRIEDLAENDERS und LOTTS[2] Untersuchungen flimmernde Epithel er Uterindrüsen nicht mehr zu finden ist. Auch das übrige Geebe der Schleimhaut verändert sich, sobald sie zur Decidua wird; ır Flimmerepithel geht verloren, ihre Blutgefäfse verkümmern mehr nd mehr, besonders in der Reflexa, dafür treten in Mengen neue unde und spindelförmige zellige Elemente auf, über deren Herkunft nd Bestimmung differente Ansichten bestehen. KOELLIKER[3] betrachtet ie als Entwickelungszellen von Bindegewebe.

Was nun die Entstehungsgeschichte der beiden hinfälligen Häute betrifft, so kann die Identität der *decidua vera* mit der Uterinchleimhaut selbst keinem Zweifel unterliegen. Kommt es doch ährend jeder normalen Menstruation nicht nur zu einer vorüberehenden Schwellung des Grundgewebes mit Längenzunahme der Jterindrüsen[4], sondern zu einer Loslösung und Abstofsung wenigstens er oberflächlichen Schichten der Mukosa, immerhin also zur Bildung iner echten Decidua.[5] Weit schwieriger ist es, die Entstehung der *ecidua reflexa* zu erklären; so unzweifelhaft dieselbe eine Einstülpung er Vera ist, so fehlt doch noch jeder befriedigende direkte Nacheis über die Art des Zustandekommens dieser Einstülpung. Man at folgende Hypothesen aufgestellt. Nach der einen (Fig. 240 *I* . 680) soll das Eichen *E*, wenn es durch die Tuba in den Uterus indringen will, die Mündung der Tuba *T* durch Uterinschleimhaut erstopft finden, daher beim Vordringen den vorliegenden Teil *D. r.* er Decidua vor sich hertreiben, einstülpen und bei seinem eignen

[1] E. H. WEBER, *Zusätze z. Lehre vom Bau u. d. Verricht. der Geschlechtsorgane.* Leipzig 1846. . 30. — Vgl. ferner ED. WEBER, *Disquis. anatomic. uteri et ovarior. puellae VII a concept. die efunctae.* Halis 1830. — E. H. WEBER, *Briefl. Mittheil. an* J. MUELLER, *in des letzteren Hdb. d. hysiol.* Ausgabe v. 1840. Bd. II. p. 710. — Sorgfältige Zusammenstellungen der älteren Litteratur bei KRIBS, *Disquis. histor.-physiol. de membr. quae dicitur decidua Hunteri.* Lugd. Batav. 1853.

[2] FRIEDLAENDER, *Physiol.-anatom. Unters. über den Uterus.* Leipzig 1870. — LOTT, ROLLETTS *Unters. aus d. Instit. f. Physiol. u. Histol. in Graz.* 1871. Heft 2. p. 250.

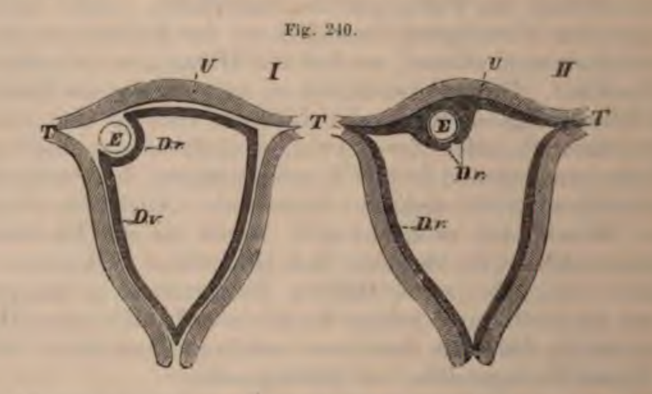
[3] KOELLIKER, *Entwicklungsgesch.* 1. Aufl. Leipzig 1861. p. 140; 2. Aufl. Leipzig 1876—79. p. 326.

[4] BISCHOFF, *Ztschr. f. rat. Med.* 1853. N. F. Bd. IV. p. 129.

[5] POUCHET, *Théorie positive de la fécondation des mammifères.* Paris 1842. — KUNDRAT u. NGELMANN, *Wiener Medic. Jahrb.* 1873. p. 135. — GUSSEROW, *Über Menstruation u. Dysmenorrhoe, ammlung, klin. Vortr.*, herausgegeb. v. R. VOLKMANN. No. 81. Leipzig 1874. — WILLIAMS, *Proedings of the royal society of London.* 1874. Vol. XXII. p. 439.

Wachstum mehr und mehr ausdehnen, bis er endlich die Uterinhöhle ganz ausfüllt und, als *decidua reflexa* ringsum der Innenseite der Vera anliegt. Nach einer zweiten Hypothese (Fig. 240 *II*) gelangt das Eichen durch die offene Tubamündung in die freie Uterinhöhle, bettet sich hier an irgend einer Stelle in die weiche Schleimhaut, sinkt in dieselbe hinein und wird von deren angrenzenden Partien überwuchert. Diese wellenförmig über das Eichen sich erhebenden

Fig. 240.



und über ihm sich schliefsenden Schleimhautpartien bilden die *decidua reflexa*. E. H. Weber glaubt, dafs die Reflexa eine abgelöste Schicht der Vera sei und sich wie eine durch seröse Transsudation abgehobene Oberhautblase verhalte. Das Eichen soll bei seinem Eintritt durch die Tubamündung sich zwischen die zur Ablösung schon vorbereiteten Schichten begeben, zwischen ihnen bis zu der Stelle wandern, wo es sich bleibend ansiedelt, und hier nun die oberflächliche Schicht als Sack vor sich hertreiben, während die hinter ihm befindliche tiefere Schicht die Grundlage der mütterlichen Placenta wird.[1] Die erste Hypothese, nach welcher das Eichen eine Partie der ganzen Decidua als Reflexa ablöst, macht die weitere Annahme nötig, dafs sich hinter dem Ei an der ganz von Schleimhaut entblöfsten Stelle eine neue Schleimhaut, *tunica decidua serotina*, als Grundlage der mütterlichen Placenta bilde, da die Entstehung der letzteren aus Uterinschleimhaut, wie wir alsbald sehen werden, unzweifelhaft feststeht. Bei der zweiten Hypothese vertritt die Partie der ursprünglichen Decidua, auf welcher das Eichen ruht, die *decidua serotina*. Die in Fig. 240 *I* versinnlichte Ansicht ist unbedingt verwerflich, weil sie auf der sicher irrigen Voraussetzung beruht, dafs die Uterinschleimhaut kontinuierlich die Tubamündung überspannt, weil ferner ihr zufolge die Placenta stets vor der Mündung der Tuba sitzen müfste, was nicht der Fall ist. Sie entstand zu einer Zeit,

[1] Eine ähnliche Ansicht wurde späterhin auch aufgestellt v. C. Hennig in seinen *Studien über den Bau der menschl. Placenta.* Leipzig 1872, u. in Schmidts *Jahrb.* 1873, Bd. CLX. p. 185.

wo man die Decidua überhaupt nicht als Schleimhaut, sondern als Exsudat auffaſste. Gegen WEBERS Hypothese wäre einzuwenden, daſs die Trennung einer Membran, welche durch die ihre ganze Dicke durchsetzenden Uterindrüsen so innig zu einem Ganzen zusammengehalten wird, in zwei Schichten äuſserst unwahrscheinlich ist; es ist nicht einzusehen, welche Kraft diese durch keine Strukturverhältnisse irgend begünstigte Spaltung hervorbringen sollte.

Auf dem Wege des Ausschlusses ergibt sich demnach als die wahrscheinlichste Entstehung der Reflexa die zweite der vorstehend aufgeführten Hypothesen, welche das Eichen durch Überwucherung von seiten der Mukosa bedeckt werden läſst. Ob das Fortwachsen des Eichens und seine Überwallung in PFLUEGERS Sinn (s. o. p. 527) mit dem Vorgang der Menstruationsblutung in Beziehung steht, muſs noch dahingestellt bleiben. Jedenfalls darf man sich den Wachstumsprozeſs der Schleimhaut nicht so denken, als ob sich über das Ei eine Neubildung der letzteren hinwegschiebe, sondern es ist die ursprüngliche Schleimhaut selbst, welche sich wallartig erhebt und am freien Eipol zum Beutel verwächst; es ist auch keine Falte der Schleimhaut, welche das Ei überzieht, sonst müſste die Reflexa aus einer doppelten Schleimhautlage bestehen. Für die Verwachsung des Schleimhautwalls über dem Ei spräche die Thatsache, daſs man in der Mitte der Reflexa in früheren Schwangerschaftsmonaten eine vollkommen gefäſslose Stelle findet, welche wie eine Art Nabel erscheint und nach KOELLIKER eine Art Narbe zeigt. Spätere direkte Beobachtungen müssen zur vollständigen Aufklärung über die Entstehungsweise der *decidua reflexa* abgewartet werden.

Eine der menschlichen *tunica decidua vera* und *reflexa* vollkommen analoge Bildung findet sich bei den Säugetieren, mit Ausnahme vielleicht der Affen, nicht. Denn obwohl bei ihnen allen, wie der folgende Paragraph lehren wird, die Uterinschleimhaut auf wesentlich gleiche Weise zur Bildung des Mutterkuchens verwertet wird, kommt es doch nirgend zu einer vollkommenen Loslösung der auſser dem Bereich der Placenta gelegenen Mukosapartien. REICHERT hat zwar die Schleimhautwucherung des Meerschweinchenuterus, durch welche das Ei eingekapselt wird, nicht mit Unrecht der *decidua reflexa* des Menschen verglichen, aber dann fehlt dem Meerschweinchen doch immer noch die *decidua vera*, insofern die nicht zur Herstellung der Eikapsel verwendeten Schleimhautstrecken auch nicht hinfällig werden, d. h. nicht zur Abstoſsung gelangen. Bei den übrigen Säugetieren ist eine wirkliche Reflexabildung nicht erwiesen. Der flockige Überzug, welchen das Kaninchenei auf der der Placenta gegenüberliegenden freien Seite erhält, ist nach BISCHOFF nichts als losgelöstes Schleimhautepithel.

Wir schreiten in der Analyse des reifen Eies fort, indem wir uns wieder auf die schematische Figur 239 beziehen. Nach Entfernung der beiden hinfälligen Häute, welche dem Uterus angehören, stoſsen wir auf das eigentliche Ei, und zwar auf dessen äuſserste Hülle, das Chorion *Ch*. Das Chorion stellt sich am reifen Ei als eine ziemlich derbe, auf der Oberfläche mit kleinen Unebenheiten, Zöttchen, besetzte Membran dar.

Wie schon berichtet worden, beteiligen sich an der Bildung desselben Ektoderm, Mesoderm und Allantois, während die Zöttchen ihrer frühesten Anlage nach als hohle Auswüchse des äufsersten Keimblatts allein zu betrachten sind. Im weiteren Verlauf der Entwickelung erreichen diese Zotten am menschlichen Ei einen hohen Grad von Ausbildung. Jede derselben verwandelt sich in ein moosartig verzweigtes Bäumchen, das ringsum von ihnen dicht besetzte Chorion bietet den Anblick einer Moosfläche dar und führt deshalb den Namen Chorion frondosum.[1] Noch später sehen wir dagegen die Zotten am gröfsten Teil des Eiumfangs wieder verkümmern[2]; nur an demjenigen Teil erhalten sie sich und wuchern fort, welcher zur Bildung der kindlichen Placenta, des Fruchtkuchens, bestimmt ist. Die Stelle, an welcher äufserlich die Zotten sich weiter entwickeln, entspricht demjenigen Bezirk der Innenfläche des Chorion, an welchen sich die aus dem Embryo emporgeschossene Allantoisblase angelegt hat und angewachsen ist (vgl. Fig. 235 *III IV*); wie hier aus den Zotten die *placenta foetalis* entsteht, wird der folgende Paragraph lehren. Der Rest des Chorion endlich verliert seine Zotten bis auf Spuren derselben und wird dadurch zum Chorion laeve.

Die Innenseite des Chorion wird von dem Amnion *Am* glatt austapeziert, welches, wie die Figur ohne weiteres lehrt, über die Innenfläche der Placenta hinweggehend, die Scheide des Nabelstrangs *Na* bildet und an dem Rest der Nabelöffnung *N* des Embryo direkt in dessen Bauchwandungen übergeht. Der Embryo, welcher nicht mit dargestellt ist, befindet sich in der die Höhle des Amnion erfüllenden Flüssigkeit, dem Amnionwasser, Schafwasser, Fruchtwasser, *liquor amnios*, suspendiert. Dieses Verhalten des Amnion im reifen Ei ist leicht auf das frühere, wie es die Figur 233 darstellt, zurückzuführen. Unmittelbar nach seiner Entstehung durch Scheidung von der serösen Hülle stellt das Amnion einen dem Embryo anliegenden geschlossenen Sack dar, welcher rings an den die Nabelöffnung begrenzenden Rändern der Visceralplatten direkt in die Rumpfwandungen des Embryo übergeht. Dieser Sack nimmt anfangs nur einen sehr kleinen Teil der Keimblasenhöhle ein, den gröfsten beansprucht die zu dieser Zeit noch unversehrt bestehende Nabelblase, sowie die noch blasenförmige Allantois. Allmählich erweitert sich der Amnionsack durch Vermehrung der zwischen ihm und dem Embryo befindlichen serösen Flüssigkeit, während gleichzeitig die Nabelblase mehr und mehr verkümmert oder wenigstens an dem Wachstum des Embryo nicht teil nimmt, die Allantois aber bis auf die von ihr getragenen Gefäfse vergeht. Auf diese Weise verkleinert sich mehr und mehr der zwischen Amnion und Chorion befindliche Raum, in welchem man bei Eiern aus den ersten

---

[1] Vgl. d. Abbild. bei ECKER, *Icon. physiolog.* Taf. XXV. Fig. 4 u. 5, Taf. XXVI. Fig. 6, 8, 11 u. 13, Taf. XXVII. Fig. 5 u. 7.

[2] Vgl. d. Abbild. bei ECKER, *Icon. physiolog.* Taf. XXVII. Fig. 7 u. 10.

Schwangerschaftsmonaten eine gallertartige, von feinen spinnwebartigen Fäden durchzogene Flüssigkeit[1] findet; endlich wird dieser Zwischenraum gänzlich ausgefüllt, das Amnion rings an das Chorion angelegt; von der Zwischenflüssigkeit finden sich eine Zeit lang noch Überreste in Form einer feinfaserigen membranartigen Schicht zwischen Chorion und Amnion, die man als *tunica media* bezeichnet hat.[2] Durch diese Ausdehnung des Amnionsacks ist zugleich die Bildung des Nabelstrangs bedingt. Die Ursprungsränder des Amnion werden mit der zunehmenden Verkleinerung der Nabelöffnung mehr und mehr zusammengedrängt, während die peripherische Anlagerung des Amnion an das Chorion so weit fortschreitet, als sie möglich ist, d. h. bis an die Eintrittsstelle der Allantoisgefäſse in das Chorion. Zwischen dieser Stelle und dem Nabelrand ist daher endlich der zunächst an den Embryo grenzende Teil des Amnion als eine strangartige Scheide ausgespannt, welche eng die Reste der ursprünglich aus der Nabelöffnung heraustretenden Gebilde, d. i. der Allantois und der Nabelblase, umschlieſst. Die Reste des Allantoisstiels *Al* im Nabelstrang bestehen aus den Allantoisgefäſsen, zwei Arterien und einer Vene, welche spiralig umeinander aufgerollt sind und an der Peripherie in den zur *placenta foetalis* metamorphosierten Teil des Chorion eintreten. Die Reste des Nabelbläschens bestehen aus dem zum langen dünnen Faden *d* reduzierten *ductus vitello-intestinalis* und dem an die Peripherie gedrängten Rudiment (*Nb.*) des Bläschens selbst. B. SCHULTZE hat gezeigt, daſs letzteres auch im ganz reifen Ei regelmäſsig noch vorhanden ist, und zwar als 4,5—6,7 mm (2—3‴) langes Bläschen, welches meist entfernt vom Rande der Placenta auſserhalb derselben gefunden wird; der Darm der ausgebildeten Frucht hat sich von dem *ductus vitello-intestinalis*, welcher ursprünglich mit weiter Öffnung in ihn einmündete, vollständig abgetrennt und geschlossen, so daſs nicht einmal mehr die Ansatzstelle des Gangs zu entdecken ist. Die gallertartige Masse, die sogenannte WHARTONsche Sülze, in welche man schlieſslich die Nabelgefäſse im Nabelstrang eingebettet findet, ist eine Form des Bindegewebes (Schleimgewebe, VIRCHOW), ausgezeichnet durch die gallertartige Beschaffenheit und völlige Strukturlosigkeit seiner Intercellularsubstanz, sowie durch den Umstand, daſs dieselbe sich beim Kochen nicht in Leim verwandelt.

Das Amnionwasser ist ein einfaches seröses Transsudat, teilt daher die allgemeinen Eigenschaften der analogen Flüssigkeiten andrer geschlossener Höhlen (der Pleura, des Peritoneums, des Herzbeutels, der Hirnhöhlen) und hat wie diese wohl nur eine rein mechanische Bestimmung. Was man von seiner Herkunft weiſs, führt zu dem Schluſs, daſs an seiner Abscheidung sowohl das

---

[1] Vgl. die Abbild. bei ECKER, *Icon. physiolog.* Taf. XXVI. Fig. 6 *m*.
[2] Vgl. die Abbild. bei ECKER, a. a. O. Taf. XXV. Fig. 1 *h*.

mütterliche als auch das fötale Blut Anteil nimmt, in welchem Maſse das eine, in welchem das andre, läſst sich indessen nicht entscheiden und schwankt wohl auch erheblich mit den verschiedenen Entwickelungsepochen. Ebensowenig ist der Betrag einer möglichen Beimischung von fötalem Nierensekret, also von Fötalharn, abzuschätzen.[1]

Die Beteiligung des mütterlichen Bluts wurde zuerst durch Zuntz[2] an hochträchtigen Kaninchen auſser Zweifel gestellt, und zwar durch den Nachweis, daſs indigschwefelsaures Karmin, welches man in die Venen des Muttertiers injiziert, auch dann noch im Amnionwasser erscheint, wenn man den Fötus zuvor innerhalb der Eihäute auf unblutigem Wege getötet hat. Auſserdem erhält sich aber auch die am Leben gebliebene Frucht nach Wiener[3] längere Zeit völlig farbstofffrei, ungeachtet der deutlichen Bläuung des sie umgebenden Fruchtwassers; mit dem Farbstoff durchtränkt zeigen sich überhaupt nur der mütterliche Teil der Placenta und die Eihäute, letztere sind es folglich, durch welche das Indigokarmin direkt zum Fruchtwasser überwandert.

Ganz anders, wie bei hochträchtigen Tieren, liegen die Dinge bei Embryonen aus der ersten Hälfte der Schwangerschaft; bei diesen soll trotz entwickelter Placenta weder Indigokarmin noch Jodkalium[4] jemals in merklicher Quantität aus dem mütterlichen Blut in den Leib der Frucht oder in das Amnionwasser übergehen; in dieser frühen Entwickelungsepoche muſs daher die Quelle des Amnionwassers ausschlieſslich in dem Kreislaufe des Fötus gesucht werden, beim Menschen nach Jungbluth[5] in einem besonderen dazu geeigneten Gefäſsgebiete, welches von ihm in der dem Amnion dicht anliegenden Partie der fötalen Placenta entdeckt wurde und aus kleinsten Arterien besteht, welche durch Kapillaren mit Venen zusammenhängen, ihr Blut aus den Nabelgefäſsen empfangen, um die Zeit der Fruchtreife aber verkümmern.

Von dem Fruchtwasser aus der präplacentaren Periode der fötalen Entwickelung endlich ist bezüglich seines Ursprungs kaum etwas Sicheres auszusagen. Sehr wenig Wahrscheinlichkeit hat die Scherersche Annahme[6], daſs die Gewebe des Fötus das Wasser ausscheiden. Denn obschon es richtig ist, daſs dieselben im Laufe der Entwickelung relativ wasserärmer werden, so wächst doch der Embryo gleichzeitig und gewinnt absolut an Wasser. Es bleibt daher nur übrig, an eine Transsudation aus den Gefäſsen des Embryo zu denken, sei es aus den Omphalomesenterialgefäſsen oder aus dem Gefäſsnetz des Chorion

In älterer Zeit ist wiederholt der Versuch gemacht worden, dem Fruchtwasser bald die Bedeutung eines Nahrungsmittels für den Embryo, bald die eines Sekrets desselben zu vindizieren. Beiden Hypothesen widerspricht die chemische Konstitution des Amnionwassers, welches nach Scherers[7] Analysen, wie alle übrigen Transsudate, nichts als ein sehr verdünntes Blutserum ist, auſserordentlich arm ist, besonders in den späteren Perioden der Schwangerschaft, an Albumin, noch ärmer sogar als das Transsudat der Hirn- und Rückenmarkshöhlen. Bei Tieren enthält dasselbe nach Cl. Bernard[8]

---

[1] Vgl. W. Preyer, *Specielle Physiol. d. Embryo.* Leipzig 1885. p. 285 u. fg.
[2] Zuntz, Pfluegers *Arch.* 1878. Bd. XVI. p. 548.
[3] Wiener, *Arch. f. Gynaekol.* 1881. Bd. XVII. p. 24.
[4] Wiener, a. a. O. — G. Krukenberg, *Arch. f. Gynaekol.* 1883. Bd. XXII. p. 1.
[5] Jungbluth, *Arch. f. pathol. Anat.* 1869. Bd. XLVIII. p. 523.
[6] Scherer, *Verhdl. d. Würzburger phys.-med. Ges.* 1852.
[7] Scherer, *Ztschr. f. wiss. Zool.* 1849. Bd. I. p. 88,
[8] Cl. Bernard, *Cpt. rend.* 1851. T. XXXI. p. 629; *Leçons de physiol. expérimentale.* Paris 1855. T. I. p. 393. (*Nouv. édit.* 1865.)

in den früheren Stadien der Entwickelung ebenso wie die Allantoisflüssigkeit, Zucker, welcher jedoch später, sobald die zuckerbildende Thätigkeit der Leber begonnen hat, aus beiden Flüssigkeiten verschwinden soll. Harnstoff wurde in der menschlichen Amnionflüssigkeit bald gefunden, bald in Abrede gestellt, scheint indessen ein normaler Bestandteil zu sein; bei Tieren enthält sowohl die Amnion- als auch die Allantoisflüssigkeit beträchliche Mengen desselben. Der mechanische und ausschliefsliche Nutzen des Amnionwassers besteht einfach darin, die gefährliche Fortpflanzung heftiger mechanischer Einwirkungen von aufsen zum Embryo zu verhüten und demselben eine unbehinderte Entwickelung nach allen Richtungen zu sichern.

Scherers Angaben beziehen sich auf das Fruchtwasser eines fünfmonatlichen und eines ausgetragenen Fötus. Die Resultate, welche er erhielt, sind folgende:

	im 5. Monat:	im 10. Monat:
Wasser	975,84	991,474
Feste Bestandteile	24,16	8,526
Albumin (u. Schleimstoff)	7,67	0,82
Extraktivstoffe	7,24	0,60
Salze	9,25.	7,06.

Unter den Extraktivstoffen fand sich kein Harnstoff, aber wahrscheinlich Kreatinin; die Salze waren gröfstenteils Alkalisalze, mit wenig phosphorsaurem Kalk. Scherers Analysen stimmen in der Hauptsache mit denen von Vogt[1] überein, weichen aber wesentlich von den älteren Analysen von Fromherz und Gugert ab, welche unter den organischen Bestandteilen des Fruchtwassers, freilich ohne genügende Beweise, Albumin, Käsestoff, Speichelstoff, Benzoësäure, Harnstoff und Osmazom aufführen. Mack fand geringe Mengen verseifbaren Fetts darin, welches jedoch möglicherweise nur von einer zufälligen Verunreinigung durch Käseschleim, *vernix caseosa*, das Sekret der embryonalen Hauttalgdrüsen, herrührte. Eine sehr ausführliche Arbeit über die Flüssigkeiten des Amnion und der Allantois lieferte ferner Majewski.[2] Wir stellen die wichtigsten Ergebnisse daraus kurz zusammen. Die Menge der festen Bestandteile, sowohl der organischen als auch der anorganischen, nimmt in beiden Flüssigkeiten bei allen Tieren mit der fortschreitenden Eientwickelung zu, beim Menschen dagegen ab. Die Amnionflüssigkeit enthält bei allen Tieren zu allen Perioden des Eilebens Eiweifs; die Menge desselben nimmt beim Menschen in den späteren Perioden sehr beträchtlich ab; ebenso vermindert sich bei den Rehen die Menge des durch Hitze koagulierbaren Eiweifses bis zum Verschwinden, während dagegen die Menge einer andren schleimartigen Eiweifsmaterie sehr erheblich zunimmt. Die Allantoisflüssigkeit der Tiere enthält nie Eiweifs. Zucker findet sich bei den pflanzenfressenden Tieren in beiden Flüssigkeiten, und zwar nimmt seine Menge in beiden bis zur Geburt (gegen Bernard) erheblich zu; in der menschlichen Amnionflüssigkeit ist kein Zucker zu finden. Ganz dasselbe gilt für den Harnstoff, welcher ebenfalls in beiden Flüssigkeiten in einer mit der Entwickelung des Eies zunehmenden Menge bei allen Tieren, aber auch beim Menschen enthalten ist. Majewski fand im menschlichen Fruchtwasser zur Zeit der Geburt 0,38 przt. Harnstoff.

---

[1] C. Vogt, *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1837. p. 69.

[2] Majewski, *De substant., quae liq. amn. et allant. insunt, ratione dir. vitae embryon. periodor.* Dissert. Dorpati 1858. — Vgl. ferner Tschernow, *De liquor. embryonal. in animal. carnivor. constit. chemica.* Dissert. Dorpati 1858.

§ 189

Die Placenta. Das Verbindungsorgan zwischen Mutter und Frucht, das Ernährungsorgan des Embryo der Säugetiere, die sogenannte Placenta, stellt beim Menschen ein plattes scheibenförmiges Organ dar, dessen äufsere konvexe Fläche mit der Gebärmutterwand innig verwachsen ist, an dessen innerer konkaven, glatt von dem Amnion überzogenen Fläche der Nabelstrang sich inseriert, von dessen Rändern das peripherische zottenlose Chorion entspringt. Sein Durchmesser beträgt etwa 21 cm, seine Dicke in der Mitte 13—20 mm. Die ausgebildete Placenta besteht dem bei weitem gröfsten Teil ihrer Masse nach aus Blutgefäfsen, und zwar stammen diese Blutgefäfse aus doppelter Quelle, teils aus der Wand der Gebärmutter, teils aus dem kindlichen Nabelstrang; beide Klassen von Gefäfsen begegnen sich allenthalben in der Placenta und sind so regelmäfsig durcheinander geschoben, dafs überall mütterliches und kindliches Blut nachbarlich aneinander vorüberströmen, nur durch dünne, für den endosmotischen Wechselverkehr leicht permeable Wände getrennt. Diese innige Berührung mütterlicher und kindlicher Gefäfse zum Behuf eines endosmotischen Stoffwechsels des Inhalts beider ist die Aufgabe, welche durch die im folgenden genauer zu erörternde Einrichtung der Placenta gelöst ist. Sind auch manche Punkte des komplizierten Baus derselben noch keineswegs vollständig geklärt, so haben doch die ausgezeichneten Untersuchungen E. H. Webers[1], denen sich die späteren Arbeiten von Friedlaender, Turner, Kundrat und Engelmann, Winkler, Langhans, Koelliker[2] u. A. teils ergänzend, teils berichtigend anreihen, eine Grundlage geschaffen, welche den Ansprüchen der Physiologie vollauf genügen kann.

Die reife Placenta, wie sie nach der Geburt des Kindes als sogenannte Nachgeburt aus dem Uterus ausgestofsen wird, erscheint zwar als einfaches, durchweg gleichartig gebautes Organ, besteht jedoch aus zwei wesentlich verschiedenen Teilen, welche ursprünglich wirklich voneinander getrennt sind, später jedoch so innig ineinander wachsen, dafs sie mechanisch nicht mehr zu sondern sind, sondern dafs nur auf Durchschnitten eine Abgrenzung wahrnehmbar ist. Der eine Teil der Placenta rührt von dem Ei her, ist der

[1] E. H. Weber, *Amtl. Ber. d. Versamml. deutscher Naturforsch. u. Aerzte zu Bonn.* 1835; Frorieps *Notizen.* 1835. No. 996. p. 60; *Zusätze zur Lehre v. Bau u. d. Verricht. der Geschlechtsorgane.* p. 37.

[2] Friedlaender, *Physiol.-anatom. Unters. über d. Uterus.* Leipzig 1870, u. *Arch. f. Gynaekol.* 1876. Bd. IX. p. 22. — Turner, *Journ. of anatomy and physiology.* 1872. Bd. VII. p. 120. — Kundrat u. Engelmann, *Wiener med. Jahrb.* 1873. p. 135. — Winkler, *Jen. Ztschr. f. Med. u. Naturwiss.* 1868. Bd. IV. p. 535; *Textur, Structur u. Zellleben in den Adnexen des menschl. Eies.* Jena 1870; *Arch. f. Gynaekologie.* 1874. Bd. VI. p. 325. — Koelliker, *Entwicklungsgesch.* 2. Aufl. p. 331. — Ruge, *Der schwangere u. kreissende Uterus. Beitr. z. Anat. u. Physiol. d. Geburtskunde.* Herausgegeb. v. K. Schroeder. Bonn 1886. p. 115.

durch Weiterentwickelung einer Partie des zottigen Chorion gebildete Fruchtkuchen (*placenta foetalis*); der zweite als Mutterkuchen (*placenta materna* s. *uterina*) unterschiedene Teil rührt von der Mutter her, ist nichts Andres als eine Partie der Gebärmutterschleimhaut, d. i. der *tunica decidua*, und nach KOELLIKER in zwei gesonderte Abteilungen zu zerlegen, eine innere dem Fruchtkuchen fest anhaftende Schicht von 0,5 bis 1,0 mm Dicke, welche bei dem Geburtsakt mit der Placenta fötalis ausgestofsen wird, KOELLIKERS *decidua placentalis*, und eine äufsere der Uteruswand fest angewachsene, welche auch nach Entfernung der Nachgeburt im Uterus zurückbleibt (ECKER), KOELLIKERS *pars non caduca* s. *fixa placentae uterinae*.

Der Fruchtkuchen, *placenta foetalis* (*pl. f.* in der schematischen Fig. 239 p. 677), besteht aus einer gröfseren Anzahl von Zottenbäumchen des Chorion, deren jedes mit seinen zahlreichen Verästelungen eine Art von Läppchen, ähnlich den Läppchen einer traubigen Drüse, darstellt; diese Läppchen sind ringsum vollständig von dem mütterlichen Teil der Placenta umhüllt, stecken in demselben verborgen wie die Wurzeln eines Baums im Erdreich. Alle Zottenbäumchen bestehen aus einem bindegewebigen, blutgefäfshaltigen Stroma und einem äufseren Überzug von Pflasterepithel; ersteres entstammt, wie die Entwickelungsgeschichte lehrt, der Allantois, letzterer dem zum *Chorion primitivum* umgewandelten Ektoderm der Keimblase. Jedes Zottenbäumchen wird bis in seine feinsten Äste hinein von einem Stämmchen der *arteria umbilicalis* versorgt, und enthält eine Vene, welche in die *Vena umbilicalis* zurückführt. Arterien und Venen gehen in den Endästen der Zotten entweder schlingenförmig ineinander über oder stehen durch ein von SCHROEDER VAN DER KOLK[1] entdecktes, dicht unter dem Oberflächenepithel der Zotte gelegenes, feines Kapillarnetz miteinander in Verbindung.[2] Der Sinn dieser Einrichtung ist klar: das Blut des Embryo strömt durch die Nabelarterien, welche die Fortsetzungen der Wirbelarterien bilden, in die Zottenbäumchen der *placenta foetalis*, tritt, während es die Zottengefäfse durchfliefst, in den innigsten Wechselverkehr mit dem die Zottenoberfläche umspülenden mütterlichen Blut und begibt sich nach vollendetem Stoffaustausch durch die Nabelvenen zum Herzen des Embryo zurück. Bezüglich der Veränderungen, welche das embryonale Blut auf dem beschriebenen Wege erleidet, ist bisher nur früheren negativen Befunden[3] gegenüber festgestellt worden, dafs die Farbe des Nabelvenenbluts unter normalen Verhältnissen

[1] SCHROEDER VAN DER KOLK, *Waarnemingen over het maaksel van het menschelijke placenta*. Amsterdam 1851.

[2] Vgl. d. Abbildung ECKERS, *Icon. physiol.* Taf. XXVIII. Fig. 4, und die Kopie derselben in KOELLIKERS *Entwicklungsgeschichte*. 2. Aufl. p. 335.

[3] Vgl. H. SCHWARTZ, *Die vorzeitigen Atembewegungen*. Leipzig 1858. — PFLUEGER, PFLUEGERS *Arch*. 1868. Bd. I. p. 62.

stets etwas heller rot als diejenige des Nabelarterienbluts, d. h. sauerstoffreicher als letzteres ist. Es findet also ein nachweislicher Sauerstoffübergang vom mütterlichen zum fötalen Blute statt.[1] Über anderweitige normale Verkehrsbeziehungen beider Blutarten liegen direkte Beobachtungen nicht vor. Man vermutet indessen, dafs die Placenta dem Embryo alle im geborenen Organismus durch gesonderte Organe vertretenen Einnahme- und Ausgabeherde des Stoffwechsels zu ersetzen habe, daher nicht nur mit der Rolle der Lungen, sondern auch mit derjenigen des Darms und der Nieren betraut sein dürfte. Durch sie hätte demnach der Embryo seine Nahrungsmittel, zu denen natürlich auch der Sauerstoff gehört, zu beziehen, durch sie sich seiner Abfälle und Überschüsse, so weit letztere vorkommen, zu entledigen.

Der mütterliche Teil der Placenta, der Mutterkuchen, welcher die gesamte auf und zwischen die Zotten eingeschobene Masse des kuchenförmigen Organs bildet, besteht aus einer Partie der Uterinschleimhaut, deren ursprüngliches Gewebe indessen auf Kosten der enorm erweiterten Gefäfse fast vollständig verschwunden ist. Die Antwort auf die Frage, wie sich diese zur Bildung der mütterlichen Placenta verwendete Schleimhautpartie zu den als *tunica decidua vera* und *reflexa* beschriebenen Partien verhält, hängt natürlich von der Vorstellung ab, welche man sich von der Entstehung der *decidua reflexa* macht. Läfst man das Eichen hinter die ursprüngliche Uterinschleimhaut gelangen (sei es durch eine Uterindrüse oder auf irgend welche andre Art), so dafs die von ihm abgelöste und ausgedehnte Partie zur Reflexa wird (s. Fig. 240 *I* p. 680), so mufs man notwendig annehmen, dafs die zur Placenta umgewandelte Schleimhautpartie eine neuentstandene ist, welche hinter dem Eichen an der Stelle der als Reflexa abgelösten sich bildet. Man bezeichnet diese hypothetisch neugebildete Schleimhaut als *tunica decidua serotina* (*D. s.* Fig. 239 p. 677). Erblickt man dagegen in der Reflexa nur eine abgelöste oberflächliche Schicht der ursprünglichen Schleimhaut, wie E. H. Weber vermutet, oder eine über dem Ei von jener aus gebildete sekundäre Wucherung (Fig. 240 *II* p. 680), so ist die Placentarschleimhaut ein integrierender Teil der *decidua vera*, derjenige Teil eben, welcher dem Eichen als Unterlage dient. Unzweifelhaft ist, dafs der Mutterkuchen wirklich aus Uterinschleimhaut entsteht; es beweist dies nicht allein sein Bau und seine Verbindung mit der Muskelschicht des Uterus, sondern auch die Analogie mit den mütterlichen Placenten der Säugetiere, welche evident dieses Ursprungs sind. Da wir uns oben für die Entstehung der Placenta durch Überwucherung des Eies ausgesprochen haben, so müssen wir auch die mütterliche

---

[1] Zweifel, *Arch. f. Gynaekologie.* 1876. Bd. IX. p. 291. — Zuntz, Pfluegers *Arch.* 1877. *Bd.* XIV. p. 605.

Placenta als eine weitere Entwickelung der ursprünglichen Schleimhaut und zwar derjenigen Partie, auf welcher sich das Eichen eingebettet hat, betrachten. Den Hauptbestandteil der *placenta materna* bilden zahlreiche arterielle und venöse Blutgefäfse. Die Arterien treten aus der Muskelhaut des Uterus in die unmittelbar mit ihr verwachsene äufsere Schicht der *decidua serotina* (KOELLIKERS *pars fixa placentae uterinae*) über, bilden hier durch vielfache Hin- und Herschlängelung kleine Gefäfsknäuel und gelangen schliefslich unter Verlust ihrer Muskelhaut als einfache Endothelröhren zu der nächst inneren Schicht der Placenta, KOELLIKERS *decidua placentalis*. Die Venen verlaufen teils mit den Arterien zusammen, teils stellen sie am Rand der Placenta einen gesonderten Plexus her, den sogenannten Venensinus oder den ringförmigen Sinus der Placenta, welcher sowohl mit dem Inneren der letzteren als auch mit der Uteruswand durch viele kleine Venenstämmchen kommuniziert, zum Teil in der Substanz der Placenta selbst, zum Teil jedoch auch schon in der *Decidua vera* gelegen ist. Soweit bietet der Gefäfslauf des Uteruskuchens nicht gerade viel Auffälliges dar. Sehr bemerkenswert aber ist die Art des Zusammenhangs zwischen Arterien und Venen. Dieselben stehen nicht, wie sonst in der Regel, und wie E. H. WEBER auch für die Placenta nachgewiesen zu haben glaubte, durch ein geschlossenes, die Zottenäste umspinnendes Kapillarnetz, sondern, wie die Untersuchungen von KIWISCH, VIRCHOW, TURNER, KOELLIKER u. A. ergeben haben, durch ein System wandungsloser Lakunen, die zwischen den Ästen der Chorionzotten übrig gebliebenen Gewebsspalten, untereinander in Verbindung. Die gefäfshaltigen Zotten der *placenta foetalis* werden hiernach direkt von mütterlichem, in einem weiten Flufsbett und daher langsam strömendem Blute allseitig umspült, eine Einrichtung, deren physiologische Bedeutung keiner besonderen Erläuterung bedarf. Die anderweitigen Gewebsbestandteile der *placenta materna* besitzen nur geringes physiologisches Interesse, die äufsere der Uteruswand aufgewachsene Schicht zeigt denselben Bau, wie die *decidua vera*. Nach ECKER sollen in ihr zahlreiche kontraktile Faserzellen vorkommen. KOELLIKER bezweifelt indessen, dafs die fraglichen spindelförmigen Zellen wirklich dem Muskelgewebe zuzurechnen seien.

In unsrer Darstellung der placentaren Kreislaufsverhältnisse sind wir zwar dem bisher üblich gewesenen Schema gefolgt, können aber nicht umhin, auf gewisse Bedenken hinzuweisen, welche neuere Untersuchungen gegen dasselbe geltend gemacht haben. Es sind die Ergebnisse einer sorgfältigen Arbeit von RUGE[1], welche uns geeignet scheinen die gegenwärtig herrschenden Anschauungen zu erschüttern und welche zu einer erneuten Prüfung derselben auffordern. RUGE bezweifelt nicht nur die offenen Verbindungen der mütterlichen Blutgefäfse mit den intervillösen Räumen, und dafs die letzteren normalerweise Blut enthielten, sondern beschreibt auch ein auffallend weitgehendes Eindringen der kindlichen Blutgefäfse in die *Decidua serotina* als ein ganz regelmäfsiges Vorkommnis.

[1] RUGE, a. a. O. Vgl. o. p. 686.

Wird hierdurch auch nicht das Prinzip des zwischen Mutter und Frucht bestehenden Stoffverkehrs angefochten, so doch jedenfalls die Örtlichkeit, in welcher derselbe sich vollzieht, anders wie bisher bestimmt; v. HOFFMANNS[1] Angabe, dafs die *Decidua serotina* als ein Sekretionsorgan aufzufassen sei, welches in die intervillösen Räume einen zur Ernährung des Fötus geeigneten Saft „die Uterinmilch" (s. u. p. 691 Uterinmilch der Wiederkäuer) absondere, ist vor der Hand noch zu wenig gesichert, um darauf ein neues System der fötalen Ernährung seitens der Mutter begründen zu können.

Man hat vielfach darüber diskutiert, wie das Ineinanderwachsen der mütterlichen und kindlichen Placenta beim Menschen zustande kommt, ob dadurch, dafs die Zotten sich in präformierte Hohlräume der Uterinwand, die erweiterten Öffnungen der Uterindrüsen, einsenken, oder dadurch, dafs das wuchernde mütterliche Schleimhautgewebe zwischen die Zotten und ihre Äste eindringt. Nach dem vorliegenden Untersuchungsmaterial kann aber kaum noch zweifelhaft sein, dafs beides stattfindet, und dafs das bindegewebige Fachwerk, welches die Zotten der entwickelten Placenta gruppenweise als sogenannte Kotyledonen zusammenfafst, einesteils dem ursprünglichen Zwischengewebe der mächtig ausgedehnten und ihres Epithels durch Atrophie verlustig gegangenen Uterindrüsen angehört, andrenteils als das Produkt einer Gewebswucherung d. h. als eine echte Neubildung anzusehen ist. Die Mehrzahl der Zottenäste ragt in das wabenähnlich gestaltete Fachwerk der *placenta materna* frei hinein, einige von ihnen, welche dann zugleich durch den Mangel eines Epithelüberzugs ausgezeichnet sind, verwachsen dagegen auch nach Beobachtungen von LANGHANS fest mit dem mütterlichen Bindegewebsgerüst; es sind dies die von KOELLIKER sogenannten Haftwurzeln der *placenta foetalis*, und sie sind es denn wohl auch, auf deren Entwickelung die feste Vereinigung der kindlichen und mütterlichen Placentarschichten während der späteren Schwangerschaftsmonate hauptsächlich beruht. Von den Uterindrüsen trifft man in den bei der Geburt abgestofsenen Abschnitten der Placenta keine Spur, wohl aber in dem zurückbleibenden Rest, der *pars fixa placentae uterinae*, von welcher wir durch FRIEDLAENDER wissen, dafs sie zu jeder Zeit mit Epithelüberzug versehene Drüsenfundi enthält.

Nach dieser Darlegung des faktischen und hypothetischen über Bau und Entstehung der menschlichen Placenta ist es von Interesse, einen kurzen Blick auf die analogen Bildungen der Säugetiere, welche zum Teil sehr wesentlich differieren, zu werfen. E. H. WEBER teilt die Säugetiere nach dem Verhalten der Placenta in zwei Klassen. Bei der einen Klasse, und diese wird besonders von den Wiederkäuern repräsentiert, sind die mütterlichen Placenten keine vorübergehenden hinfälligen Organe, welche nur zur Zeit der

[1] G. V. HOFFMANN, *Ztschr. f. Geburtshülfe u. Gynaekol.* 1882. Bd. VIII. p. 258. — AHLFELD, *Ber. u. Arb. aus der gynaekol. Klin. zu Giefsen* 1881/82. Leipzig 1883. — Vgl. dagegen WERTH *Arch. f. Gynaekol.* 1884. Bd. XXII. p. 233.

Gravidität aus einer Partie der Uterinschleimhaut gebildet, bei der Geburt vom Uterus losgerissen und mit der innig verwachsenen *placenta foetalis* nach aufsen gestofsen werden, sondern ständige Einrichtungen des Uterus, welche nach der Geburt eines Eies in unversehrter Verbindung mit dem Uterus bleiben und bei jedem folgenden Ei wieder in Funktion treten.

Bei den Wiederkäuern haben diese bleibenden mütterlichen Placenten folgende Einrichtung. Es ist im Uterus nicht, wie beim Menschen, eine einfache Placenta, sondern eine gewisse Anzahl diskreter kleiner Placenten in Form knopfförmiger Quasten, welche über die Schleimhautfläche vorragen, vorhanden. Jede solche Quaste enthält eine grofse Anzahl verzweigter, mehr oder weniger senkrecht zu ihrer Oberfläche gerichteter und daselbst frei mündender Kanäle, welche sich also im grofsen ebenso verhalten, wie die menschlichen Uterindrüsen im kleinen. Die Verbindung zwischen Mutter und Frucht kommt dadurch zustande, dafs sich auf dem Chorion des Eies (d. h. auf der Eihaut, welche das Chorion repräsentiert, beim Rehei also auf dem Gefäfsblatt der Allantoisblase) an allen Stellen, welche solchen mütterlichen Quasten anliegen, entsprechende kindliche Einzelplacenten bilden, und zwar ebenfalls in Form von Quasten, welche hier aus einem Büschel von Chorionzotten bestehen. Diese kindlichen Kotyledonen werden in die mütterlichen eingeschoben, wie die Finger der Hand in einen Handschuh, indem jede Zotte in einen Schlauch der mütterlichen Quaste, wie der Degen in die Scheide, sich einfügt, ohne mit dessen Wand zu verwachsen. Es lassen sich daher die Placenten der Wiederkäuer zu jeder Zeit ohne Zerreifsung in die mütterlichen und kindlichen Anteile trennen, indem man letztere aus ersteren herauszieht, und diese unblutige Trennung findet bei jeder Geburt eines Eies statt. Im Grunde läuft diese Einrichtung mit der der menschlichen Placenta auf eins hinaus: derselbe physiologische Zweck, innige Berührung kindlicher und mütterlicher Gefäfse zum Behuf eines Ernährungsaustausches, ist durch diese Kotyledonenbildung erfüllt, indem die Chorionzotten ebenso, wie beim Menschen, Träger kindlicher Gefäfse sind, und die Wand der Schläuche in den mütterlichen Kotyledonen von einem engen Kapillarnetz übersponnen ist. Der Unterschied besteht nur darin, dafs erstens die Mutterblutgefäfse eben wahre Kapillaren, nicht solche kolossale Lakunen wie beim Menschen sind, und zweitens, dafs sie von den kindlichen Gefäfsen hier sicher durch die Wand der Schläuche und deren innere Epithelauskleidung getrennt sind. Dieser letztere Umstand erlaubt keinen so unmittelbaren Verkehr beider Blutarten, wie beim Menschen, sondern macht einen Zwischenträger nötig, d. h. die mütterlichen Gefäfse geben ihre für das kindliche Blut bestimmte Zufuhr zunächst in Form eines Sekrets (Uterinmilch) ab, welches auf die Innenfläche der Schlauchwandung abgesondert und von hier erst von den Zottengefäfsen

resorbiert wird. Dieser Zwischensaft ist direkt als schleimiger, graulichweifser Überzug nachweisbar. Eine ähnliche, nur weniger ausgeprägte Verbindungsart zwischen Mutter und Frucht findet sich auch bei den Schweinen und Einhufern.

Bei der zweiten von WEBER unterschiedenen Klasse sind mütterliche und kindliche Placenta, wie beim Menschen, fest zu einem gemeinschaftlichen Organ verwachsen, erstere eine vorübergehende Bildung der Uterinschleimhaut, welche, wie beim Menschen, bei der Geburt vom Uterus losreifst und mit nach aufsen entfernt wird. Zu dieser Klasse gehören die Raubtiere und Nager nach den an Hund, Katze und Kaninchen von WEBER, SHARPEY, BISCHOFF u. A. angestellten genaueren Untersuchungen. Ihnen zufolge wären es beim Hund ganz evident die Uterinzotten, deren Mündungen zur Aufnahme der Chorionzotten dienten, während ERCOLANI[1] meint, dafs die Behälter der Chorionzotten einem neugebildeten drüsigen Organe der Uterusschleimhaut angehörten und als sogenannte Schwangerschaftsdrüsen von den normalen Uterindrüsen zu trennen wären. Über das Verhalten der mütterlichen und kindlichen Blutgefäfse besitzen wir eine sehr eingehende Schilderung von E. H. WEBER. Nach derselben übertrifft der Durchmesser der mütterlichen, ein grobmaschiges Netzwerk bildenden Haargefäfse denjenigen der fötalen um das dreifache; die langen Falten und Zipfel der Chorionzotten, welche die Endschlingen der kindlichen Haargefäfse tragen, umwachsen nun die mütterlichen Kapillaren so dicht, dafs diese nach WEBER wie die dicken Därme in der Bauchhaut in ein Gefäfsnetz eingehüllt werden. Ähnlich verhält sich die Placenta des Meerschweinchens, obwohl bei diesem noch manches genauer zu eruieren ist. Beim Meerschweinchen entwickelt sich nämlich an derjenigen Stelle, wo die hier aus der Nabelblase bestehende äufsere Eihaut dem Embryo gegenüber mit der Uterinschleimhaut verwächst, die letztere dadurch zur Placenta, dafs sich an ihrer Oberfläche radiär geordnete, höchst gefäfsreiche zierliche Wülste bilden. Bald darauf gelangt die inzwischen aus dem Embryo hervorgewucherte gefäfstragende Allantois an die Innenseite der Keimblase und legt sich derselben gerade in dem Umfange an, welchen äufserlich die *placenta materna* bedeckt. Dies geschehen, schwindet das Entoderm der Keimblase, so weit es den Mutterkuchen überkleidete, so dafs nur die Allantois direkt deren Überzug herstellt; unterdessen ist auch das gefäfshaltige Mesodermblatt bis zum Rand der Placenta vom Embryo herabgewachsen, diese also von der *vena terminalis* begrenzt. Die Gefäfse der Allantois wuchern nun in die mütterliche Placenta hinein, ohne dafs Zotten oder Falten als Träger derselben und entsprechende Schläuche oder Falten der Decidua als Aufnahmeapparate

[1] ERCOLANI, *Memorie dell' Acad. della Science di Bologna*, 1870 u. 1873. — Vgl. hierzu KOELLIKER, *Entwicklungsgeschichte*. 2. Aufl. p. 358.

nachgewiesen werden können. Sobald die Gefäſsverbindung hergestellt ist, schwindet die Allantois als Blase, und es bleiben nur ihre Gefäſse als Brücke zwischen Embryo und Placenta übrig.

Endlich haben wir noch auf eine Reihe von Thatsachen hinzuweisen, welche einstmals Veranlassung gegeben haben der Placenta eine ganz eigenartige Rolle bei der Ernährung des Embryo zuzuerteilen. CL. BERNARD entdeckte eine „zuckerbildende Funktion der Placenta“, indem er in gewissen Teilen derselben oder auf der Oberfläche des Amnion mit tierischem Amylum (Glykogen) erfüllte Zellen nachwies, welche er als spezifisches Drüsenparenchym, als Drüsenzellen einer provisorischen Leber, betrachtete. Es sollte nach BERNARDS ursprünglicher Ansicht dieses eigentümliche Placentardrüsengewebe bis zur vollendeten Bildung der Leber des Embryo deren zuckerbildende Thätigkeit übernehmen, daher auch aus denselben charakteristischen Drüsenzellen wie die Leber bestehen, ja, wie BERNARD mutmaſste, indessen nicht bestätigen konnte, vielleicht auch wie die Leber neben dem Zucker Gallenstoffe bilden. ROUGET und BERNARD selbst haben später den Beweis geliefert, daſs die von BERNARD seiner Entdeckung ursprünglich vindizierte Bedeutung teils nicht richtig, teils übertrieben ist. Es sind weder spezifische Drüsenzellen, welche in der Placenta oder dem Amnion (bei Vögeln sogar in den Wänden des Dottersacks) jene glykogene Materie enthalten, noch ist die Erzeugung jener Materie auf die genannten Teile beschränkt, sondern in den Geweben des Embryonalkörper selbst auſserordentlich verbreitet.

§ 190.

Schwangerschaft und Geburt. Wenn wir uns in diesem Schluſsparagraphen auf wenige Notizen beschränken, so glauben wir dies damit rechtfertigen zu können, daſs eine Physiologie der Schwangerschaft, sofern damit die Lehre von allen durch die Entwickelung eines Eies im Uterus bedingten Lebenserscheinungen des mütterlichen Organismus bezeichnet wird, noch so gut wie gar nicht existiert, die ausführliche Lehre von den Zeichen der Schwangerschaft aber und von der Mechanik der Geburt mit Recht in die Lehrbücher der Geburtshilfe verwiesen worden ist. Die spärlichen Data, welche die physiologische Chemie bis jetzt über den Stoffwechsel im schwangeren Organismus und über den Ernährungsaustausch zwischen Mutter und Embryo zutage gefördert hat, verdienen kaum eine Aufzählung; über die physiologischen Ursachen der Geburt, ihres regelmäſsigen Eintritts nach bestimmter Dauer der Gravidität, die Mechanik der Uterusthätigkeit dabei, über Bahnen und Zentren der Nervenerregung, welche die Arbeit des gebärenden Uterus veranlaſst und reguliert, fehlen noch alle brauchbaren Aufschlüsse.

GOLTZ[1] hat sich zwar davon überzeugt, daſs Hündinnen selbst dann noch eine regelrechte Schwangerschaft mit regelrechtem Geburtsverlauf durchzumachen imstande sind, wenn man ihnen das Rückenmark in der Höhe des ersten Lendenwirbels durchschnitten hat und die Operationswunde äuſserlich verheilt ist. Aber damit ist nicht einmal die Unabhängigkeit beider Vorgänge von allen oberhalb der Schnittstelle gelegenen Zentralteilen erwiesen, da die motorischen Nerven des Uterus nach KOELLIKERS[2] Untersuchungen ja zum Teil aus dem unteren Dorsalmark abtreten, geschweige denn daſs die unterhalb gelegenen einen positiven Einfluſs irgend welcher Art in dieser Richtung ausübten. Es lieſse sich sogar der Fall denken, daſs Konzeption und Wehenthätigkeit überhaupt gar nicht oder wenigstens nicht ausschlieſslich unter der Botmäſsigkeit des Zentralnervensystems ständen, sondern in den peripheren Lumbar- oder Sakralganglien des Sympathicus regulative Zentren besäſsen.[3]

Der Eintritt der Schwangerschaft nach erfolgtem Beischlaf verrät sich nicht unmittelbar durch ein in die Augen fallendes sicheres Zeichen, erst später kann dieselbe aus verschiedenen Umständen mit Bestimmtheit diagnostiziert werden. Das erste Zeichen pflegt das Ausbleiben der Menstrualblutung zu sein, welches daher von den Frauen zur ungefähren Berechnung des Geburtstermins verwendet wird; eine vollkommen genaue Bestimmung des Moments der Befruchtung ist auch dann nicht möglich, wenn dem Ausbleiben der Regeln nur ein einziger Koitus vorausgegangen, da, wie wir früher gesehen haben, die Zeit der Eilösung und der Begegnung von Samen und Ei auf keine Weise genau zu bestimmen ist. Übrigens kommt es nicht selten vor, daſs trotz erfolgter Konzeption die Menstrualblutung (vielleicht auch die Eilösung) noch einmal oder mehrere Male repetiert. Die Ursache des regelmäſsigen Aussetzens der Menses während der Gravidität läſst sich nur im allgemeinen vermuten: die Bildungsthätigkeit der Generationsorgane wird nach erfolgter Konzeption der Ernährung des Embryo zugewendet, nicht aber der Reifung der Eier, obwohl die schon erwähnte enorme Entwickelung der *corpora lutea* in der Schwangerschaft beweist, daſs die Ernährung in den Ovarien keineswegs auf ein Minimum reduziert ist.

Die normale Dauer der Schwangerschaft beträgt 280 Tage oder 10 Mondmonate, es kann jedoch dieser Termin um kurze Zeit überschritten werden (wenn in solchen Fällen nicht vielleicht eine Befruchtung erst später nach der Begattung erfolgt ist), oder auch die Tragzeit um mehrere Tage, selbst Wochen abgekürzt werden, ohne daſs der geborene Embryo bestimmte Merkmale der Überreife oder Unreife zeigt. Verfrüht sich die Geburt um einen bis zwei Monate, so ist das Kind zwar lebensfähig, allein, abgesehen von der noch nicht erlangten normalen Körpergröſse, in bezug auf Ausbildung der einzelnen Organe in mehrfacher Beziehung noch unreif.

---

[1] GOLTZ, PFLUEGERS *Arch*, 1874. Bd. IX. p: 552.

[2] KOERNER, HEIDENHAINS *Studien des physiol. Instituts zu Breslau.* III. Heft. Leipzig 1865. p. 34.

[3] OBERNIER, *Experimentelle Untersuchungen über die Nerven d. Uterus.* Bonn 1865; p. 23.

Viele dieser Mängel werden im Extrauterinleben nur unvollkommen ausgeglichen, um so unvollkommener, je vorzeitiger die Geburt. Die Momente, welche in letzter Instanz das Ende der Schwangerschaft bestimmen, den Anstofs zu den Geburtskontraktionen des Uterus geben, sind uns noch unbekannt; wenn man annimmt, dafs die Geburtsthätigkeit hervorgerufen wird, sobald sich der Uterus zum zehnten mal zur Menstruation vorbereitet, so ist damit nichts erklärt.

Die Geburt wird bewerkstelligt durch periodische Kontraktionen der Muskelwände des Uterus; die schmerzhaften Empfindungen, welche mit dieser Muskelthätigkeit verknüpft sind, werden Wehen genannt. Die allseitige Zusammenziehung der in verschiedener Richtung verlaufenden Muskellagen strebt das Lumen des Uterus zu verkleinern, drängt daher dessen Inhalt nach der Stelle, an welcher der geringste Widerstand geleistet wird. Der Mutterhals verkürzt sich, der Muttermund erweitert sich durch das dagegen geprefste Ei, die Eihäute (*decidua reflexa*, Chorion und Amnion) der vorliegenden Partie werden in Form einer vom *liquor amnios* prall gespannten Blase in den Muttermund eingezwängt, und dadurch dem nachrückenden Kindesteil, in der gröfsten Mehrzahl der Fälle dem Hinterhaupt des Embryo, die Bahn gebrochen. Darauf platzt das Ei, der *liquor amnios* fliefst ab, und nun wird der Kopf selbst durch den Muttermund in die Scheide eingeprefst und endlich durch die Schamspalte herausgedrängt; der übrige Körper folgt rasch nach. Die genaue Beschreibung der Geburtsstellungen des Kindes und seiner einzelnen Teile, der Drehungen, welche während des Durchgleitens durch die Scheide eintreten, überlassen wir den Lehrbüchern der Geburtshilfe. Nachdem das Kind ausgestofsen und die vorher durch dasselbe vom Muttermund abgesperrte Menge des Fruchtwassers abgeflossen ist, fährt der Uterus fort sich zu kontrahieren und dadurch zu verkleinern; die notwendige Folge davon ist die Losreifsung der ihre Gröfsenverhältnisse bewahrenden Placenta von ihrer Haftstelle an der Gebärmutterwand und ihre Ausstofsung mit den anhängenden Eihäuten. Die hierbei stattfindende Zerreifsung sämtlicher in die *placenta materna* führenden Gefäfse bedingt einen Bluterguſs, welcher indessen durch die fortschreitende Zusammenziehung der Uteruswände gestillt wird, anderseits aber auch selbst die weitere Verkleinerung der Masse derselben begünstigt. Nach beendeter Entfernung seines Inhalts heilt der verwundete, seiner Schleimhaut beraubte Uterus unter einer längere Zeit anhaltenden, erst blutigen, später eitrigen, endlich serösen Aussonderung (Lochien, Wochenbettreinigung), während seine Schleimhaut sich regeneriert.

In seltenen Ausnahmefällen bildet nicht die Uterushöhle die Entwickelungsstätte des Eies, sondern entweder eine der Tuben, oder das Ovarium, oder irgend eine Stelle der Bauchhöhle, je nachdem

das Eichen auf seinem Weg zum Uterus in den Tuben durch irgend welche Momente aufgehalten wird, oder bei dem Bersten des Follikels abnormer Weise nicht mit herausgespült, wohl aber von dem zum Ovarium vorgedrungenen Samen befruchtet wird, oder endlich seinen Weg verfehlt und sich in die Bauchhöhle verirrt. Wunderbar ist in diesen Fällen weniger die Verirrung oder das Steckenbleiben des Eichens, als daſs dasselbe trotz der fehlenden, nur im Uterus vollkommen vorhandenen Bedingungen seiner Entwickelung unter Herstellung mehr oder weniger vollkommener Pseudoplacenten ernährt und ausgebildet wird. Die günstigsten Verhältnisse bietet begreiflicherweise noch die Tuba. Eine genauere Betrachtung der verschiedenen Arten der Extrauterinschwangerschaft gehört in die Pathologie.

REGISTER.

Druck von J. F. Richter in Hamburg.



